

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

COMPOSICION Y ESTRUCTURA DE DOS COMUNIDADES MEDITERRANEAS DE PASSERIFORMES

por

CARLOS MANUEL HERRERA

Revista de Vertebrados
de la Estación Biológica de Doñana
(Consejo Superior de Investigaciones Científicas)

CALLE DE PARAGUAY, 1.—SEVILLA
ESPAÑA

REVISTA DE VERTEBRADOS DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Iniciada por el Prof. Dr. J.A. Valverde, Director Honorario

Director:

Dr. J. Castroviejo

Secretaria de Redacción:

Ana C. Andreu

PUBLICACIONES DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Serie de Monografías:

- N.º 1. José A. Valverde. 1967. "Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres".
- N.º 2. Fernando Alvarez. 1973. "Comportamiento social y hormonas sexuales en *Saimiri sciureus*".
- N.º 3. Javier Castroviejo. 1975. "El Urogallo en España".

Números especiales de Doñana Acta Vertebrata:

- 7-3. Miguel Delibes. 1980. "El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva".
- 7-4. Carlos M. Herrera. 1980. "Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes".
- 7-5. Francisco Braza. 1980. "El Araguato rojo".
- 7-6. Tomás de Azcárate. 1980. "Sociobiología del capibara".

Para intercambio con otras publicaciones dirigirse al Editor, calle de Paraguay, 1 - 2, Sevilla (España).

For exchange with other publications contact the Editor, Paraguay St. No. 1 - 2, Sevilla - Spain.



Consejo Superior
de Investigaciones Científicas

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

VOLUMEN 7, N.º 4

**COMPOSICION Y ESTRUCTURA DE
DOS COMUNIDADES MEDITERRANEAS
DE PASSERIFORMES**

por

CARLOS MANUEL HERRERA

Estación Biológica de Doñana - Sevilla

Sevilla, 1980

Depósito Legal: SE - 87 - 1977

GRÁFICAS RUBLAN, Romera, 7 - DOS HERMANAS (Sevilla), 1980

INDICE

INTRODUCCION	11
MATERIAL Y METODOS	15
AREA DE ESTUDIO	15
METODOS DE CAMPO	21
1. Estudio de la evolución estacional del estrato herbáceo	21
2. Trampeos de insectos	21
3. Aves	22
a) Censos.	22
b) Observaciones.	23
c) Marcaje, datos de alimentación.	25
METODOS DE LABOTATORIO	25
ANALISIS DE LOS DATOS	26
DEFINICION DE ALGUNOS CONCEPTOS.	26
CLIMATOLOGIA DEL AREA DE ESTUDIO	29
GENERALIDADES.	29
PARAMETROS CLIMATICOS DEL AREA DE ESTUDIO	30
LA ESTACIONALIDAD CLIMATICA REFLEJADA EN VEGETACION E INSECTOS	35
INTRODUCCION	35
EVOLUCION CUANTITATIVA DEL ESTRATO HERBACEO.	37
FENOLOGIA GENERAL DEL CICLO ANUAL ESTUDIADO	39
EVOLUCION DE LAS POBLACIONES DE ARTROPODOS	41

1. Aspectos descriptivos generales	41
2. Variaciones estacionales en abundancia y diversidad de las capturas	47
3. Componentes de la diversidad: espacio y tiempo	52
4. Variaciones mensuales en el tamaño de los ejemplares	54
DISCUSION.	59
1. Bases del espaciamiento temporal: un modelo simple	60
2. Bases del espaciamiento temporal: nuestro sistema de estudio	63
CONSIDERACIONES FINALES	67

LA COMUNIDAD DE PASSERIFORMES. I. EVOLUCION ESTACIONAL EN TERMINOS DE COMPOSICION,

ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD.	69
INTRODUCCION	69
CENSOS DE AVES: CONSIDERACIONES METODOLOGICAS.	71
ESTUDIO CUALITATIVO: COMPOSICION	76
1. Composición anual de las comunidades	76
2. Evolución anual de la comunidad en términos cualitativos.	80
a) Especies "constantes" y "temporales".	82
b) Origen e identidad de las especies constantes	84
c) Aspectos dinámicos de la evolución cualitativa	91
c1. Intensidad de las transiciones intermensuales	91
c2. Una clasificación objetiva del ciclo anual.	93
ESTUDIO CUANTITATIVO: ABUNDANCIA	96
1. Evolución anual de la comunidad en términos de abundancia. Aspectos globales	96
a) Estudio comparativo de las densidades durante la época primaveral.	98
b) Estudio comparativo del perfil anual de la densidad	99
2. Contribución de distintas categorías de Passeriformes a la abundancia total	105

a) Especies constantes y temporales, importancia numérica relativa.	106
b) La significación primaveral de los migrantes lejanos. Variaciones a escala continental.	109
c) Composición trófica de la comunidad y su evolución temporal	114
DIVERSIDAD ESPECIFICA Y ABUNDANCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES	117
1. Cambios mensuales en diversidad y dominancia	121
2. Estudio comparativo y relación con otras zonas continentales	126
RESUMEN.	132
 LA COMUNIDAD DE PASSERIFORMES. II. EMPLEO	
ESTRUCTURAL DEL ESPACIO	135
INTRODUCCION	135
METODOS.	136
1. Generalidades	136
2. Amplitud y solapación	138
SIGNIFICACION DE LOS DISTINTOS ELEMENTOS DEL HABITAT.	142
1. Utilización del habitat en su dimensión vertical	142
2. Utilización de las diversas zonas estructurales	144
3. Utilización de las zonas estructurales según su altura	147
4. Número de especies coexistentes y utilización del habitat	154
5. Crítica y síntesis	159
EMPLEO INDIVIDUAL DEL HABITAT POR LAS DISTINTAS ESPECIES	163
1. Tipos generales de utilización.	165
2. Evolución estacional del modo de utilizar el habitat	167
3. Selección y utilización del habitat por el género <i>Parus</i>	170
SOLAPACION INTERESPECIFICA Y AMPLITUD DE NICHOS.	178
1. Promedios mensuales de amplitud y solapación	178
a) Evolución anual	178

b) Importancia relativa de la altura y zonas estructurales como elementos de segregación interespecífica	181
c) ¿Regulación del empaquetamiento específico en el uso del espacio?	187
2. Distribución de los valores individuales de amplitud y solapación	194
a) Distribución anual de los elementos de las matrices mensuales de solapación	194
b) Distribución relativa de las superposiciones específicas medias, b_i	197
c) Especies constantes y temporales	200
ESTRUCTURA COMPETITIVA: SUBMATRICES, BLOQUES O "GUILDS"	207
1. Introducción	207
2. Métodos	209
3. Resultados	214
a) Aspectos generales en la evolución estructural de la comunidad	214
b) Gremios de especies: constitución y evolución estacional.	218
c) Influencia de los gremios sobre las condiciones de estabilidad	224
LA COMUNIDAD DE PASSERIFORMES. III. RESUMEN Y DISCUSION GENERAL	237
1. La evolución estacional de los Passeriformes del encinar	238
2. Los pájaros del encinar en relación con otras comunidades	243
3. Uso colectivo del espacio	247
BIBLIOGRAFIA CITADA	253
Resumen	269
Summary.	271
APENDICES	273

A mis padres

AGRADECIMIENTOS

El Prof. J. A. Valverde aceptó la dirección del trabajo e hizo posible el comienzo de nuestro año de actividad en la "Sierra de Caravales" a través de su amistad personal con su propietario, D. Carlos Melgarejo. Durante toda la duración del trabajo de campo, este último me dió facilidades investigadoras inimaginables en una finca privada; éstas fueron desde el simple apoyo alimenticio hasta poner a mi disposición exclusiva una casa dentro de los límites de la finca, pasando por la donación de fondos para adquirir las redes japonesas necesarias para mi trabajo. Me es muy triste tener que dirigir mi sincero y emocionado agradecimiento a su viuda e hijos.

El Prof. F. García-Novo respondió siempre a mis consultas, me facilitó el acceso a algunas publicaciones y aceptó actuar como ponente del presente trabajo.

Delia Balbontín, Paco García y absolutamente todas las demás personas del Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla, facilitaron generosamente mi labor y me proporcionaron grandes cantidades de valiosa e imprescindible información sin la cual este trabajo seguramente hubiera marchado por otros caminos. Paco García compartió además conmigo la inquietud por encontrar una solución a las parcelas cerradas y herméticas en que se desenvuelve cotidianamente la "investigación" y colaboró para destruirlas desde su vertiente matemática.

Paco Barrera-Redford y Juan Aguilar-Amat me proporcionaron información inapreciable sobre distribución de *Parus* en Andalucía y el segundo también me cedió ejemplares en piel para su medida. Robert y José Luis hicieron posibles muchos contenidos estomacales.

Mi hermano Javier puso todo su empeño en obtener unas buenas fotografías y creo que lo consiguió.

Rosario Maliany cargó sobre sí desinteresadamente todo el peso de la me-

canografía de un largo original, que realizó en un tiempo récord y de forma absolutamente inmejorable.

En la Estación Biológica de Doñana encontré siempre un ambiente suficientemente excitante como para favorecer una rápida conclusión del trabajo.

Mi padre hizo posible muy directamente la realización del trabajo de campo mediante la concesión de un crédito familiar que me permitió disponer de vehículo.

La mayoría de las personas con las que convivimos de un modo u otro a lo largo del último año hubieron de soportar (¡siempre con paciencia!) mis fluctuaciones anímicas estacionales derivadas del trabajo. Todos mis compañeros en la Estación Biológica de Doñana participaron de ellas, en particular Amelia Hidalgo y José A. Hernando, así como Luis Alfonso, Ramona, Javier, Ramón, Inés, Robert y, no menos por ser los últimos, también mis padres.

Gracias a todos, familia y amigos.

Este trabajo pudo ser realizado gracias a una beca del Plan de Formación de Personal Investigador.

INTRODUCCION

La sucesión temporal en la composición de las comunidades de aves en latitudes medias y altas es un hecho bien conocido. Millones de aves pasan de un continente a otro durante la primavera y el otoño y la avifauna que habita la pradera o el robledal durante el invierno es sólo un vago reflejo de la que estaba presente seis meses atrás. Sin embargo, a pesar de lo difundido que está el fenómeno estacional y su amplio conocimiento, en el estudio de las comunidades de aves se ha ignorado reiteradamente que además de la época primaveral, intensamente estudiada, el año se compone de otras fases bien diferenciadas cualitativamente. Citemos tres ejemplos significativos que nos hablan claramente de la marginación que han sufrido los estudios sobre fenómenos temporales en comunidades de aves.

Entre un total de 45 publicaciones europeas aparecidas durante los últimos cinco años que tratan de la composición de comunidades de aves, únicamente 5 (11 %) aportaban datos acerca de la composición durante períodos distintos al de nidificación y todas las restantes estaban restringidas a este último. En la monografía de CODY (1974), dedicada exclusivamente al estudio de la estructura competitiva de las comunidades de aves, sólo en 33 de las 317 páginas que la componen se analizan los efectos de las variaciones espaciales y temporales del medio ambiente competitivo. De esas 33 páginas, únicamente 9 (3 %) tratan de los cambios estacionales en composición y abundancia en relación con sus efectos sobre la estructura de las comunidades. MACARTHUR (1971), en un capítulo de la obra "Avian Biology", Vol. I, dedicado a los patrones mostrados por las comunidades de aves terrestres, reserva algo menos de media página de las 32 de que el capítulo consta (1 %) a apuntar algunas ideas que sólo sirven para recordar que el ciclo anual es algo más que un aislado período reproductivo sobre el cual concentrar todos nuestros esfuerzos investigadores.

Contrasta pues vivamente la magnitud local y continental del fenómeno estacional con la escasa importancia que le han dado las investigaciones ecológicas recientes. Esta tendencia ciega de considerar selectivamente sólo ciertas fases del ciclo anual es mantenida todavía, aún después que FRETWELL (1972) dedicasa una densa monografía a llamar la atención de todos respecto al hecho, trivial pero olvidado, de que el año consta de doce meses y que un individuo de cualquier población nidificante, para alcanzar la próxima época de cría, ha de permanecer vivo a lo largo de todo el período intermedio que separa a ambas.

Dentro de su rareza, son algo más numerosos aquellos estudios de índole descriptiva que se limitan a exponer la evolución anual de la composición cualitativa y cuantitativa de las comunidades de aves (p.ej. BLONDEL 1969a, FROCHOT 1971b, ANDERSON 1972, HOLMES y STURGES 1975). Por el contrario, la escasez de estudios de campo a nivel de ciclo anual es casi absoluta en lo que concierne al análisis de las relaciones entre los cambios estacionales de composición y abundancia y la estructura interna de la comunidad, sobre todo respecto al reparto de recursos entre las especies que la integran. Interesantes excepciones las constituyen los recientes trabajos de CROME (1975) y ULFSTRAND (1977).

A pesar de esta marcada ausencia de estudios de campo, la significación teórica que la dimensión temporal tiene para la estructura competitiva de las comunidades no ha sido ignorada en ningún momento y la profunda importancia de la estacionalidad es admitida tácita o explícitamente por la mayoría de los autores al analizar las bases teóricas de la estructura de comunidades de vertebrados (MAY 1973b, SCHOENER 1974b, 1974c, LEVIN 1976, entre otros).

Aparte del interés general que sus resultados pueden aportar para comprender los mecanismos de evolución temporal en la estructura de comunidades de aves sometidas a medios estacionales, el estudio de los pájaros del encinar presenta también un interés suplementario de índole más local. Hasta la fecha, no se ha publicado ningún estudio cuantitativo de los pájaros que habitan los encinares en nuestro país, no ya acerca de su evolución estacional, sino tan siquiera de su composición en una época cualquiera del año. Ello contrasta con la difusión alcanzada por esta formación vegetal en la Península Ibérica, en cuya mitad meridional constituye el tipo más frecuente de formación arbórea natural (RIVAS MARTINEZ 1974).

En la actualidad, los encinares son en su gran mayoría ecosistemas prácticamente artificiales (F. García-Novo, com.pers.), afectados por una larga y complicada historia de manejo humano. Esta actuación se ha centrado sobre todo en podas periódicas, aclarado de la arboleda y eliminación de especies arbustivas asociadas, todo ello dirigido a fomentar la producción de bellota y

hacer posible la aparición de un pastizal aprovechable por el ganado. En determinados períodos históricos, las talas destinadas a la obtención de carbón vegetal han contribuido a modificar una vez más la fisonomía del encinar. Esta historia de manejo humano es común a todos los paisajes de la cuenca del Mediterráneo y ha producido, a partir de los bosques originales, un conjunto de ecosistemas de variadas características externas en función de la intensidad y duración de la actividad humana. De acuerdo con esto, es razonable pensar que la fauna asociada hoy en día con los encinares debe haber sido condicionada en parte por la "humanización" del medio y probablemente nuevas especies han hecho su aparición en el encinar mientras que otras desaparecían en el curso de la historia. Entre los pájaros, las especies más favorecidas deben haber sido aquellas del suelo y espacios abiertos, a quienes el hombre ha proporcionado en el encinar un lugar para estar del que antes carecían. Sobre las que hayan podido quedar extintas, poco puede decirse.

A pesar de su carácter artificial, la prolongada existencia del encinar debe haber permitido el establecimiento de relaciones estables entre sus componentes y la adquisición de un cierto grado de equilibrio entre ellos y algunos de nuestros resultados así lo demostrarán. Por ello y por la amplia difusión de los encinares en la Península Ibérica, así como por los peligros de destrucción que actualmente le amenazan, el estudio de los mismos no debe marginarse, a pesar del carácter más o menos artificial de su origen.

Los escasos estudios ecológicos efectuados hasta la fecha sobre los encinares ibéricos han estado encaminados sobre todo hacia su fitosociología (RIVAS GODAY 1959, 1964, RIVAS MARTINEZ 1974), ecofisiología (p.ej. GONZALEZ-BERNALDEZ et al. 1969) y ordenación objetiva de sus pastizales (p.ej. MARAÑON et al. 1977). Además de sus comunidades de vertebrados, muchos otros aspectos ecológicos básicos tales como productividad, fenología general, evolución de las poblaciones de artrópodos, etc. permanecen aún prácticamente inexplorados en nuestros días. Este desconocimiento de una de las formaciones vegetales más características de la cuenca del Mediterráneo contrasta con el estado actual de las investigaciones en medios mediterráneos del continente americano y australiano (ver distintos autores en DI-CASTRI y MOONEY 1973).

Dentro de la situación general que hemos ofrecido, el presente trabajo pretende servir a un doble fin. Por un lado, analizar una comunidad de pájaros sobre una base anual para intentar hallar relaciones entre su composición y estructura y la estacionalidad del medio que habita. Este es nuestro objetivo principal. Por otro lado, proporcionar información de base sobre la ecología general del encinar. Ello nos llevó a incluir en nuestro plan de trabajo algunos apartados suplementarios dedicados al estudio cuantitativo del estrato herbáceo, fenología general y evolución de las poblaciones de artrópodos asociados

con el suelo y estrato herbáceo. Además de la evidente utilidad de esta información en relación con el estudio de la comunidad de pájaros, su presentación en cierto detalle obedece a nuestro interés por aportar alguna información que pueda ser de utilidad a otros investigadores en futuros estudios del encinar.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

Está situada en el extremo nordeste de la provincia de Huelva, en la finca denominada "Sierra de Caravales", término municipal de Higuera de la Sierra (Hoja 918, cuarto III, del mapa militar 1: 25.000). La altura sobre el nivel del mar de la zona oscila entre 350 y 550 metros y las características generales del terreno son las propias de Sierra Morena occidental. Sierras poco abruptas, de perfiles redondeados, constituyen el elemento orográfico dominante. El clima de la región es termo-mediterráneo atenuado (EMBERGER et al. 1963), con veranos secos y cálidos e inviernos lluviosos de temperaturas moderadamente frías (p.ej: WALTER y LIETH 1960, MONTERO y GONZALEZ 1974). El estudio detallado de la climatología será el objeto de un apartado posterior.

Para el estudio de las comunidades de passeriformes fueron elegidas dos parcelas, denominadas en lo sucesivo A y B, de 10, 9 y 18,9 Ha. de extensión respectivamente, situadas ambas en laderas orientadas predominantemente hacia el norte (umbrías), con pendientes comprendida entre 15 y 30 %. En las dos parcelas la vegetación arbórea está constituida exclusivamente por encinas (*Quercus ilex*), existiendo diferencias entre ambas en el grado de manejo humano sufrido en tiempos recientes. Este es poco apreciable en A, donde existe una fuerte regeneración vegetativa del encinar que da lugar a un abundante estrato arbustivo que, junto con la elevada densidad de árboles (Tabla 1) y la presencia de zonas de matorral (*Cistus salvifolius* principalmente), confiere una apreciable complejidad estructural a la vegetación. La parcela B ha estado sujeta a intenso manejo humano (talas periódicas, aclarado, ganadería, etc.) y su aspecto es típicamente el de un encinar "adehesado", carente de regeneración y de cualquier tipo de matorral. En la Tabla 1 se resumen las principales características estructurales de la vegetación arbórea de las dos parcelas. A la vista de dicha Tabla, puede apreciarse que el principal elemento que diferen-

cia a ambas zonas es la densidad de árboles (185/Ha. en A, frente a 93/Ha. en B), aunque existen otras diferencias significativas entre dichas parcelas en lo que concierne al resto de las variables medidas. El aspecto general de las mismas puede observarse en las fotografías de las Figuras 1 y 2.

TABLA 1 -- Resumen de las principales características estructurales de las parcelas escogidas para el estudio de las comunidades de Passeriformes. La densidad de árboles ha sido estimada empleando el método de distancias entre vecinos más próximos de BATCHELER (1971). Se denomina "diámetro reducido" a la media armónica de las dos dimensiones dominantes de la proyección horizontal de la copa. Las comparaciones entre parcelas se llevaron a cabo mediante la *t* de Student. Los niveles de significación son los siguientes:

xxx, $p < 0,001$; xx, $p < 0,01$; n.s., no significativa; n, tamaño de la muestra; \bar{x} , media muestral; s.e., error standard de la media.

Concep - to	PARCELA A			PARCELA B			Dife ren- cia.
	Arboles 185,8/Ha.			Arboles 93,1/Ha.			
	n	\bar{x}	s.e.	n	\bar{x}	s.e.	
Diámetro- troncos .	100	0,250	0,0131	100	0,265	0,0120	n.s.
Altura ár boles....	85	6,08	0,1549	120	6,74	0,1260	***
Distancia de un ár- bol al -- más cerca no	85	4,84	0,1752	100	6,75	0,1510	***
Diámetro- reducido- proyec. - horizon- tal copas	85	6,44	0,2434	60	7,50	0,3431	**



Figura 1 - Vistas del encinar que constituye la parcela A.



Figura 2.— Vistas del encinar que constituye la parcela B.

Distintos aspectos de la vegetación de Sierra Morena han sido tratados, aunque de modo fragmentario, por RIVAS GODAY (1959, 1964) y RIVAS MARTINEZ (1974), enfocados sobre todo desde el punto de vista fitosociológico. Un primer paso hacia estudios integrados de la vegetación puede encontrarse en I.C.O.N.A. (1976).

Para ampliar el marco de estudio de las poblaciones entomológicas fueron seleccionadas tres nuevas parcelas (C,D,E), cuyas características más sobresalientes se resumen a continuación:

C: Encinar adhesado muy claro en ladera de pendiente suave (menos de 5%) orientada hacia el sur (solana). Muy degradado por una tala excesiva y carente de estrato arbustivo y matorral.

D: Jaral puro de *Cistus ladanifer*, orientado hacia el suroeste en ladera de pendiente 20%. El matorral es denso y alcanza una altura de 1,5 metros.

E: Brezal poco denso, de 1,0 metros de altura media, con *Erica australis*, *Erica umbellata* y *Halimium ocymoides* como arbustivas dominantes y algunos piés jóvenes de madroño, *Arbutus unedo*, y *Cistus salvifolius*. Ladera orientada hacia el norte de fuerte pendiente (40%).

Estas tres parcelas fueron empleadas únicamente para los trampeos periódicos de insectos y en la Fig. 3 puede verse su situación relativa en el área de estudio.

Además de las cinco zonas enumeradas anteriormente, una nueva parcela, F, consistente en un cercado de 1 Ha. de extensión (100 x 100 m.) cerrado por malla metálica de 1,5 m. de altura, fué seleccionado para seguir la evolución de la biomasa del estrato herbáceo en condiciones de ausencia de herbívoros. Dicha parcela es un fragmento de encinar, con áreas de matorral (*Cistus monspelliensis* y *C. salvifolius*, principalmente) y pastizal entremezcladas. Su proximidad a A (menos de 200 metros), parcela también usada en el estudio de la vegetación herbácea en presencia de herbívoros (*Cervus elaphus*, *Lepus capensis* y ganado vacuno), hace que las condiciones sean parecidas y los resultados obtenidos puedan ser comparados.

Para finalizar la descripción de las zonas de estudio, resumimos la utilización dada a cada una de las seis parcelas descritas.

A: Estudio passeriformes, trampeos insectos, evolución estrato herbáceo.

B: Estudio passeriformes, trampeos insectos.

C, D y E: Trampeo de insectos.

F: Evolución estrato herbáceo.

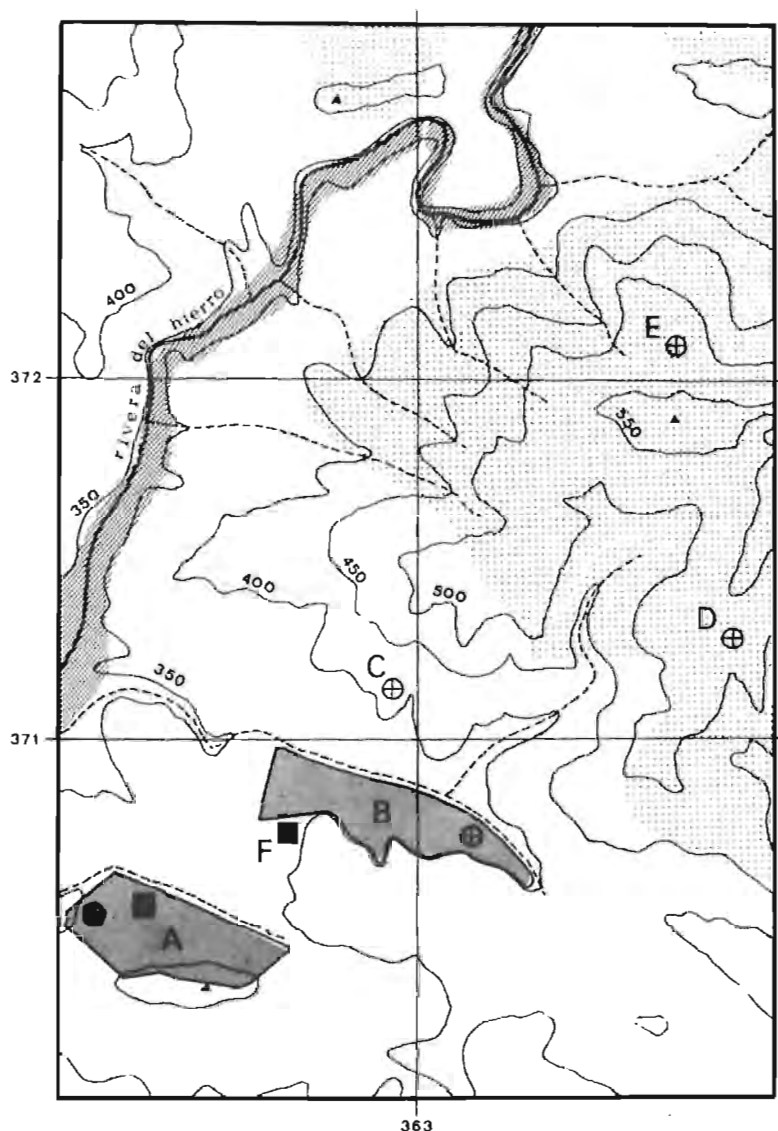


Figura 3.— Mapa del área de estudio mostrando la disposición relativa de las distintas parcelas (A-F) descritas en el texto y la distribución general de la vegetación. Los cuadrados representan los lugares de cortes de estrato herbáceo y los círculos las cinco estaciones de trampo de insectos. Las parcelas de estudio de las comunidades de passeriformes (A y B) se presentan rayadas en el tercio inferior de la figura. El lado de las cuadrículas representa 1 km. y las cifras al margen indican la latitud y longitud Lambert. Los cursos temporales de agua vienen marcados por líneas de trazo discontinuo. El área punteada representa zonas cubiertas exclusivamente por monte bajo (jarales y brezales) y el rayado a lo largo del curso de la ribera indica zonas de matorral de galería dominadas por *Nerium oleander* y *Rubus* spp. El resto lo constituyen encinares con diversas características estructurales y de manejo.

En la Figura 3 se presenta un mapa mostrando la disposición relativa de las seis parcelas y la cobertura vegetal del área en general.

El estudio se llevó a cabo desde marzo de 1975 hasta marzo de 1976, ambos inclusive. En cada mes se realizaron dos visitas de 4-6 días de duración a la zona de estudio, excepto en diciembre (tres) y julio (sólo una) de 1975. Las visitas estuvieron regularmente espaciadas, mediando 10-15 días entre cada dos consecutivas.

Métodos de campo

1.— *Estudio de la evolución estacional del estrato herbáceo.*

Con este objeto se realizaron cortes mensuales de vegetación herbácea en las parcelas A y F (con y sin herbívoros, respectivamente). Estos se efectuaron recogiendo la parte aérea de la vegetación herbácea mediante cortes a ras del suelo en un número de cuadrados que osciló entre 3 y 5 por parcelas. Las dimensiones de éstos fueron de 0,5 x 0,5 metros hasta febrero 1976, reduciéndose a 0,25 x 0,25 posteriormente. La vegetación se conservaba en bolsas de polietileno cerradas hasta su posterior secado y pesado en el laboratorio.

Aunque el método empleado no permite determinar más que una fracción de la biomasa herbácea total, ya que ignora las partes subterráneas, creemos que ha sido apropiado para cuantificar la evolución del estrato herbáceo a lo largo del ciclo anual.

2.— *Trampeos de insectos.*

Fueron utilizados para ello platos de color naranja de 20 cms. de diámetro, llenos de agua a la que se añadían unas gotas de detergente (AGEPON-Agfa) para disminuir la tensión superficial (LE BERRE y ROTH 1969). Los platos se colocaron por grupos de 2 ó 3 sobre el suelo en cada una de las cinco estaciones de trapeo (A,B,C,D,E), siempre en los mismos puntos exactamente. Los períodos de captura constaron de 24 horas y sólo en varias ocasiones permanecieron los platos colocados 48 horas. Los trampeos se repitieron dos veces cada mes en la mayoría de las estaciones, a excepción de julio de 1975, mes en que sólo se efectuó una sesión de trapeo. Durante la totalidad del período de estudio, de marzo de 1975 a febrero 1976, el esfuerzo de trapeo para las cinco estaciones combinadas fué de 251 platos x día, equivalente a un promedio de 4,3 platos x día/mes x estación. En la estación B no pudieron efectuarse trampeos durante septiembre y octubre, ya que los platos eran insistentemente volcados por los ciervos. Cambiarlos de lugar o establecer alguna protección a su alrededor hubiese quizás alterado los resultados y no se hizo.

Finalizados los períodos de trapeo, todos los insectos eran recogidos de

los platos y conservados en tubos de ensayo con alcohol-70° hasta su posterior análisis en el laboratorio. Este se efectuaba siempre dentro de los cinco días siguientes al de la captura.

3.— *Aves.*

El estudio de las comunidades de passeriformes, se centró principalmente en la ejecución regular de censos con objeto de evaluar los cambios estacionales sufridos por la comunidad en cuanto a su composición y abundancia, y en la realización de observaciones sistemáticas para determinar aspectos estructurales de la comunidad basados en la utilización del hábitat por las distintas especies.

a) Censos

El método de censo empleado ha sido el de EMLÉN (1971), que consiste esencialmente en recorrer un itinerario lineal anotando las aves detectadas (vistas u oídas) y su distancia perpendicular al itinerario. Se obtiene a partir de estos datos un coeficiente de detectabilidad para cada especie que permite obtener una estimación de las densidades. Dicho método ha sido utilizado recientemente por diversos autores, sobre todo fuera de la época de nidificación (p.ej: EMLÉN 1972, 1974, NILSSON 1974, WEST y DE WOLFE 1974) y las estimaciones obtenidas mediante el mismo parecen ser las más exactas comparadas con las adquiridas a través de otros métodos de itinerarios lineales (ROBINETTE et al. 1974). La elección de este método fué condicionada por la necesidad de efectuar censos a lo largo de todo ciclo anual, ya que el procedimiento de los cuadrados o "mapping method" (ENEMAR 1959, BLONDEL 1965, 1969 a y b), el más ampliamente aceptado por su mayor exactitud (ver sin embargo BEST 1975), no es aplicable fuera de la época de nidificación, cuando la mayoría de las especies no muestran comportamiento territorial.

En la parcela A, el itinerario seguido fué de 690 metros de longitud y en la B de 710 metros, recorriéndose cada uno de ellos 4-8 veces por mes. Los censos se llevaron a cabo dentro de las cuatro horas siguientes a la salida del sol y en condiciones meteorológicas favorables (sin lluvia ni vientos fuertes). Para cada ave detectada se anotaba la especie, su distancia perpendicular al itinerario, si era vista u oída (en este caso, si cantaba o no), el tiempo transcurrido desde el comienzo del censo (con la ayuda de un cronómetro que comenzaba a contar al iniciarse el recorrido) y si se situaba a la derecha o izquierda del itinerario. Igualmente, eran anotadas en cada censo la hora de comienzo y final, junto con su duración total. Esta resultó muy constante para cada itinerario, oscilando menos del 10% alrededor de la media para todos los censos. La velocidad de progresión se mantuvo lo más uniforme posible, aproximadamente igual a 1 Km/hora.

h) Observaciones

Las observaciones sistemáticas tuvieron como finalidad principal obtener información acerca de la utilización del hábitat por las distintas especies integrantes de la comunidad. De modo subsidiario, aportaron datos sobre ritmos diarios de actividad y comportamiento social intra e interespecífico. Las observaciones se realizaron en las parcelas A y B durante períodos de duración variable repartidos uniformemente a lo largo del día, anotando siempre la hora de comienzo y final de cada período. Dentro de cada uno de ellos, el observador se desplazaba lentamente a lo largo de cada parcela, con detenciones periódicas de 10-15 minutos de duración. Para cada ave observada, se anotaba la hora de observación, especie, zona estructural del hábitat en que se encontraba, tiempo en segundos que permanece en dicha zona (medido con un cronómetro), altura sobre el suelo, tipo de actividad que desarrolla (si busca alimento, qué modo emplea), si consigue alimento o no durante el tiempo de observación y si la observación abarca una maniobra completa de búsqueda de alimento. Cada individuo era observado como máximo durante 3 minutos. Si el individuo formaba parte de un bando, se anotaba también la composición de éste y una estimación de la superficie total horizontal cubierta por sus componentes.

Las ocho zonas estructurales del hábitat que se consideraron fueron las que se describen a continuación. En la figura 4 se muestra la distribución típica de las correspondientes a la encina.

- Suelo (SUE).
- Matorral (menos de 2,0 m. de altura) (MAT).
- Tronco principal vertical del árbol hasta la primera bifurcación (TA).
- Ramas principales internas del árbol, generalmente oblicuas, de diámetro superior a 5 cms. (TBI).
- Ramas secundarias externas, desprovistas de hojas, generalmente cubiertas de líquenes (*Usnea*, *Cladonia*), de diámetro comprendido entre 0,5 y 5 cms. (TBE).
- Pequeñas ramitas periféricas de diámetro inferior a 0,5 cms. (TCI).
- Hojas, brotes, capullos, inflorescencias, porción periférica más externa de la copa (TCE).
- Aire libre (AIR), entre los árboles y por encima de ellos.

La actividad de los individuos observados fué clasificada en tres grandes categorías: descanso y mantenimiento (posado inmóvil, cuidado del plumaje), sexuales (cortejo, cópula, construcción del nido, canto) y búsqueda de alimento. Este último apartado fué para nosotros el de mayor interés desde el punto de vista de la utilización del hábitat. Prácticamente la totalidad de las observaciones se refieren a aves implicadas en actividades de búsqueda de alimento. A lo largo de la totalidad del período de estudio (marzo 1975-marzo

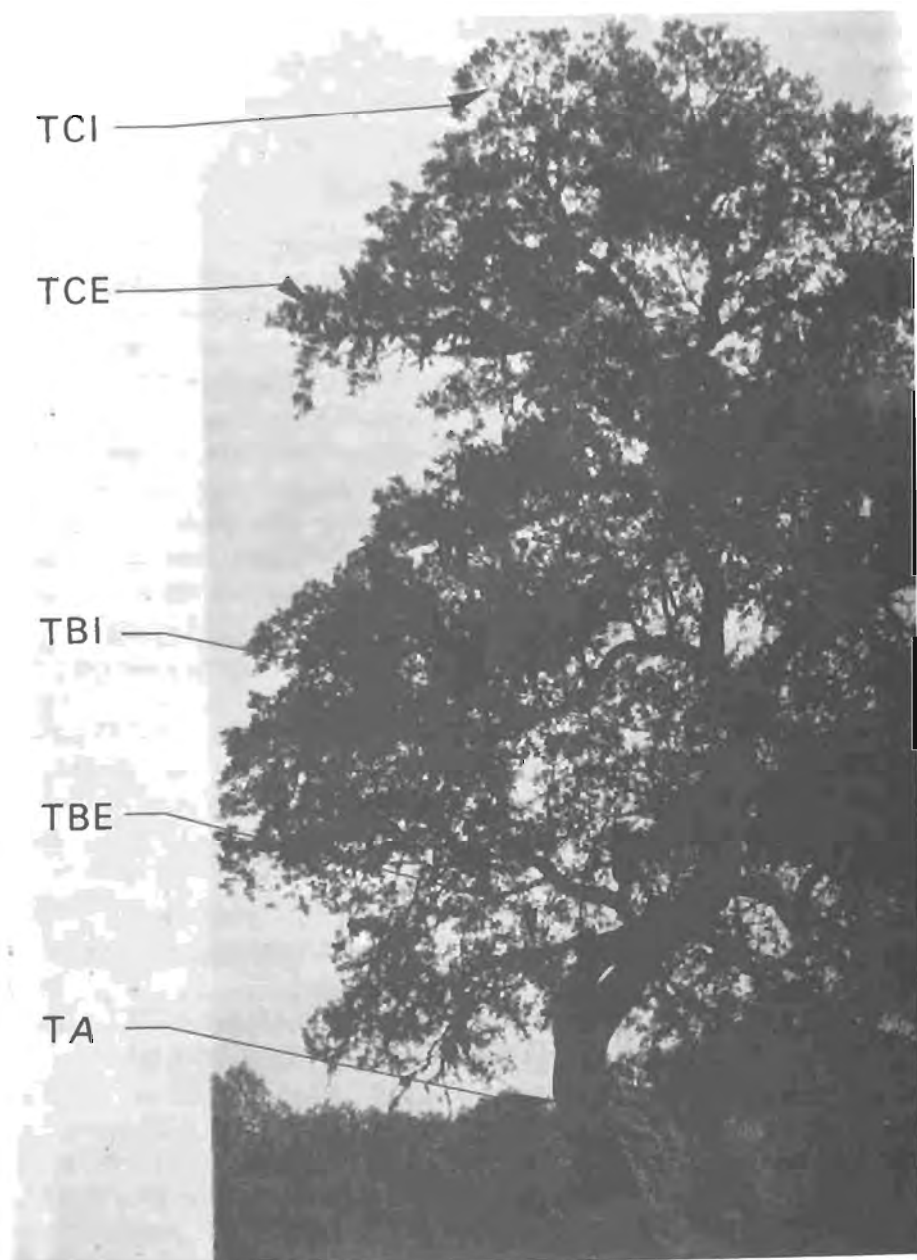


Figura 4.— Distribución típica de las zonas de la encina que fueron consideradas para el estudio de la utilización del hábitat por los passeriformes del encinar y que se hallan descritas en el texto.

1976) se dedicaron 198 horas a la observación en la parcela A y 149 horas en la parcela B, siendo objeto de observación 2.178 y 1.749 individuos respectivamente. El rendimiento neto fué de 83.217 segundos en A (11,67% del tiempo total) y 63.056 segundos en B (11,76%).

Conviene indicar aquí que en las observaciones cronometradas de aves en búsqueda activa de alimento se incluyeron también períodos de aparente inactividad, pequeños o medios, intercalados entre fases de evidente actividad alimenticia y que por su naturaleza estaban claramente relacionados con ésta. El tiempo que ciertas especies pasan en posaderos vigilando posibles presas es un claro ejemplo de esto. En todo el trabajo hemos mantenido el criterio de considerar como tiempos de actividad alimenticia estos períodos relacionados íntimamente con la consecución de alimento aunque durante los mismos no se capture ninguna presa.

c) Marcaje, datos de alimentación

Durante los meses de junio a septiembre de 1975 se llevó a cabo la captura de aves en bebederos próximos a las parcelas A y B empleando redes japonesas. Todas las aves fueron marcadas con anillas numeradas de aluminio y muchas recibieron además anillas de colores para su posterior identificación individual a distancia. El anillamiento proporcionó la oportunidad de obtener datos sobre pesos, medidas y estado de muda de la mayoría de las especies, así como de constatar la permanencia en el lugar a lo largo de todo el año de alguna de ellas. Una parte de los individuos capturados fueron tratados con un emético (tartrato antimónico-potásico, PRYS-JONES et al. 1974, TOMBACK 1975) para inducir la regurgitación de sus contenidos estomacales. Este método no fué empleado en gran escala debido al desconocimiento existente acerca de los posibles efectos perjudiciales sobre las aves tratadas (Prýs-Jones in litt, HERRERA 1976).

Con objeto de obtener datos de alimentación de las distintas especies integrantes de la comunidad, fueron colectadas aves en distintas zonas de Sierra Morena (provincias de Huelva, Sevilla y Córdoba) y el Bajo Valle del Guadalquivir. Los ejemplares colectados fueron pesados y medidos en sus características biométricas fundamentales y extraído el estómago a continuación, el cual se conservó en alcohol-70° hasta su posterior análisis en el laboratorio.

Métodos de laboratorio

Los cortes de vegetación herbácea fueron pesados en fresco con una aproximación de 0,01gr y posteriormente desecados en un estufa a 130°C hasta peso constante. A continuación se pesaban de nuevo, obteniendo así para cada cuadrado los valores de la biomasa total, contenido hídrico relativo y peso de materia seca.

Las capturas de insectos fueron analizadas y pesadas separadamente para cada plato, fecha y estación de trampeo. Los insectos eran determinados generalmente hasta nivel de orden o familia y todos ellos fueron medidos en su longitud y anchura. Igualmente se anotó el número de "morfoespecies" (O.T. U. en el sentido de SNEATH y SOKAL 1973) presentes en cada muestra. Tras su análisis, las muestras fueron secadas con estufa y posteriormente pesadas con aproximación de 0,0001gr. Una parte de los insectos fueron pesados individualmente con objeto de obtener curvas de regresión entre longitud y peso para los distintos órdenes implicados, de gran utilidad posterior en estudios de alimentación.

Los contenidos estomacales obtenidos mediante la aplicación del emético y los estómagos de las aves colectadas fueron analizados en el laboratorio. Los restos de presas animales hallados fueron determinados taxonómicamente hasta nivel de orden o familia y el tamaño de éstas medido o estimado. Las semillas fueron medidas y contadas, anotando igualmente su forma y dureza. Aunque los resultados de estos análisis no los estudiamos en detalle en el presente trabajo, la información obtenida mediante los mismos será referida repetidamente y servirá para comprender determinados fenómenos estacionales de la comunidad de pájaros.

Análisis de los datos

Para el tratamiento de los datos se empleó repetidamente el ordenador UNIVAC 1108 del Ministerio de Educación y Ciencia, Madrid, a través de la terminal DCT 2000 situada en el Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla. Los programas empleados estuvieron todos escritos en lenguaje FORTRAN y la mayoría fueron elaborados y puestos a punto personalmente por nosotros. En el análisis en componentes principales y análisis factorial se empleó el programa BMD03M, del conjunto BMD de la Universidad de California (DIXON 1970).

En las comparaciones estadísticas se utilizaron habitualmente tests no paramétricos (SIEGEL 1956) y sólo en aquellos pocos casos en que pudo suponerse razonablemente que se cumplían ampliamente los necesarios requerimientos, se usaron los tests paramétricos más comunes (SOKAL y ROHLF 1969).

Definición de algunos conceptos utilizados

A pesar de algunos intentos recientes de unificar el uso de determinados vocablos en estudios ecológicos (WHITTAKER et al. 1973), la situación actual continua siendo de utilización múltiple de muchos de ellos y falta de coincidencia entre los criterios de distintos autores (p.ej. KULESZA 1975, WHITTAKER et al. 1975). Creemos necesario por ello puntualizar desde el princi-

pio el empleo que daremos en el presente trabajo a palabras como "hábitat", "comunidad", "recurso" y "nicho", en relación con la comunidad de pájaros.

Por "hábitat" de la comunidad de pájaros entenderemos el medio concreto donde la misma vive y se desenvuelve, descrito en términos de volúmenes y superficies físicas observables y enfocado desde el punto de vista de la propia comunidad de pájaros en cuanto a la utilización que ésta hace del mismo. En ciertos aspectos, nuestro uso del vocablo concuerda con el propuesto por WHITTAKER et al. (1973), aunque difiere sobre todo porque nosotros consideramos a la comunidad como un conjunto dinámico en permanente evolución.

"Comunidad" es un conjunto de poblaciones de diversas especies, de composición dinámica y variable, que conviven durante períodos de tiempo variables en un hábitat determinado y entre cuyos componentes existen o han existido relaciones de interacción.

Por "recurso" denominamos una porción del hábitat que es o puede ser utilizada por una o más especies de la comunidad y que presumiblemente está sujeta a algún tipo de reparto o cointilización.

Respecto al término "nicho", evitaremos en lo posible su uso, ya que el concepto moderno del mismo (LEVINS 1968, MACARTHUR 1968, WHITTAKER et al. 1973) lo hace más un instrumento de comparaciones interespecíficas que un elemento descriptivo global (MACARTHUR 1968, p.161). Cuando lo empleemos refiriéndonos al nicho de una especie dada queremos significar el hipervolumen ocupado por una serie de dimensiones ambientales (alimento, espacio, tiempo, etc.) que sirven para separar a las distintas especies de la comunidad (LEVINS 1968).

CLIMATOLOGIA DEL AREA DE ESTUDIO

Generalidades

La zona geográfica en la cual hemos llevado a cabo el presente estudio se sitúa plenamente dentro de los límites que se fijan para el tipo climático mediterráneo (cf. EMBERGER et al. 1963, ASCHMANN 1973, MOONEY et al. 1974). La distribución mundial de este singular tipo climático presenta marcadas peculiaridades: todas las áreas de clima mediterráneo (zonas disjuntas muy alejadas entre sí) se sitúan entre los 32° y 40° de latitud, tanto al norte como al sur del Ecuador, y se localizan en las costas occidentales de los continentes (Figura 5). Estas características de distribución y la particular relación de los parámetros climáticos inherentes al mismo han hecho de las comunidades sometidas a clima mediterráneo un tema repetidamente escogido durante los últimos años para estudios ecológicos, centrados principalmente en fenómenos de convergencia a nivel de comunidad o ecosistema (NAVEH 1967, MOONEY y DUNN 1970, KUMMEROW 1973, SAGE 1973, ZINKE 1973, FUENTES 1976, entre otros).

La magnitud absoluta y relativa de los parámetros climáticos que caracterizan al tipo mediterráneo presentan una marcada uniformidad global a lo largo de toda su amplia distribución geográfica (EMBERGER et al. 1963, DI CASTRI 1973, ASCHMANN 1973). Su principal característica se refiere a la acumulación de las precipitaciones anuales durante un período relativamente breve que coincide con la época invernal (noviembre-abril en el hemisferio norte). Esta concentración puede llegar a ser del 80-90% de la precipitación total anual en Chile y California, manteniéndose mucho menor en las restantes áreas, entre las que se incluye la periferia del Mar Mediterráneo. Esta concentración invernal de la precipitación da lugar a un verano marcadamente seco y cálido, esto último propiciado por la situación latitudinal de las áreas mediterráneas. En cuanto a los valores absolutos de los principales parámetros climáticos, la precipitación total anual se halla comprendida entre 300 y 900 mm.,

el número de horas al año con temperaturas inferiores a 0°C no excede el 3% del total y la temperatura del mes invernal más frío es inferior a 15°C (ASCHMANN 1973). En la clasificación bioclimática de EMBERGER et al. (1963) el clima mediterráneo viene caracterizado por un índice xerotérmico (número de días biológicamente secos a lo largo del año) comprendido entre 40 y 200. Dentro de los distintos subtipos que dichos autores establecen, nuestra área de estudio aparece incluida dentro del dominio del termomediterráneo atenuado ($100 < x < 125$).

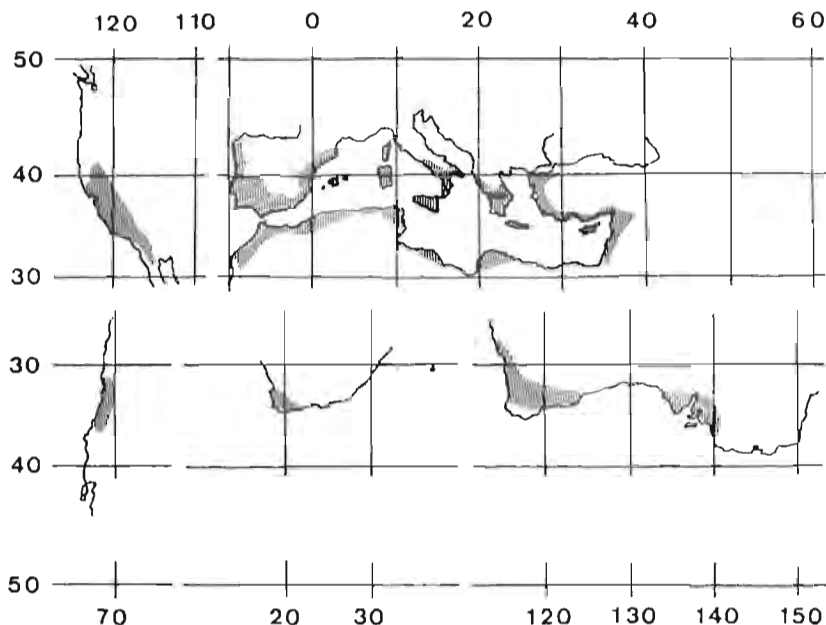


Figura 5.— Distribución mundial de las zonas con clima mediterráneo, mostrando su situación geográfica relativa. Basado en ASCHMANN (1973). El criterio de este autor es quizás restrictivo en comparación, por ejemplo, con EMBERGER et al. (1963).

Parámetros climáticos del área de estudio

Hemos empleado para caracterizarlos los datos meteorológicos de la estación más próxima, situada en el Embalse de Aracena (aprox. 5 Km al W), los cuales fueron facilitados por el Centro Meteorológico Regional de Sevilla. Aunque dichos datos abarcan un escaso número de años (1966-74 para temperaturas; 1967-75 para precipitación), los hemos preferido a los de otras estaciones con mayor cobertura temporal pero también más alejadas de nuestra zona de estudio.

En la Figura 6 se muestra la evolución media mensual de temperatura y

precipitación para el período arriba indicado. Las características generales que ofrece dicha gráfica son en todo similares a las que fueron señaladas anteriormente como distintivas del clima mediterráneo. Es patente la gran concentración invernal de las precipitaciones (76,9% de la precipitación total durante el período noviembre-abril) y la existencia de un período de sequía estival que en promedio se desarrolla de junio a septiembre. Igualmente destacables son los elevados valores de las temperaturas máximas medias durante julio y agosto. Estas fueron calculadas promediando las medias de las máximas mensuales de los distintos años, por lo que durante dichos meses han de registrarse habitualmente temperaturas máximas superiores a aquéllas. Contrasta con la dureza del verano la suavidad del invierno, con temperaturas mínimas medias siempre superiores a los 0°C.

Con respecto a las condiciones medias para el período 1967-75, el año 1975 ha de considerarse un año seco (Figura 6) en el cual resalta además la gran concentración invernal de las precipitaciones (82,9%). El período de sequía estival fué mucho más extenso que el promedio (Figura 6), prolongándose hasta el mes de noviembre. El año 75 se incluye dentro de la tendencia general de fuerte sequía que caracteriza a los últimos años a partir de 1973 inclusive. Durante ellos, junto con una fuerte disminución de la precipitación total, se acentuó la concentración invernal de las lluvias y la estación seca se prolongó sin solución de continuidad desde junio hasta noviembre. La ausencia de lluvias otoñales ha sido un elemento muy característico de los últimos años de sequía. En la Tabla 2 se presentan los valores medios mensuales de precipitación para los dos períodos señalados; aunque el número de años a que se refieren es muy bajo, pueden apreciarse visibles diferencias entre ambos.

Para finalizar esta breve exposición de las características climáticas de nuestra área de estudio, resumimos a continuación las fases principales dentro de su ciclo anual y a las cuales se hará referencia repetidamente a lo largo del presente estudio.

- La época invernal (diciembre-marzo) está caracterizada por temperaturas suaves (medias alrededor de 10°C.) y el máximo desarrollo de las lluvias.
- Durante la primavera (abril-junio) continúan registrándose precipitaciones importantes, aunque en menor cantidad que durante el invierno. La temperatura media asciende progresivamente hasta situarse en 20°C.
- De julio a septiembre la temperatura media se mantiene superior a 20°C. y la precipitación registrada es prácticamente nula. Período de sequía, superando las temperaturas máximas los 35°C.
- En 1975, el período octubre-noviembre constituye una prolongación de la estación seca, no registrándose precipitaciones apreciables. La temperatura media se halla comprendida entre 10 y 20°C.

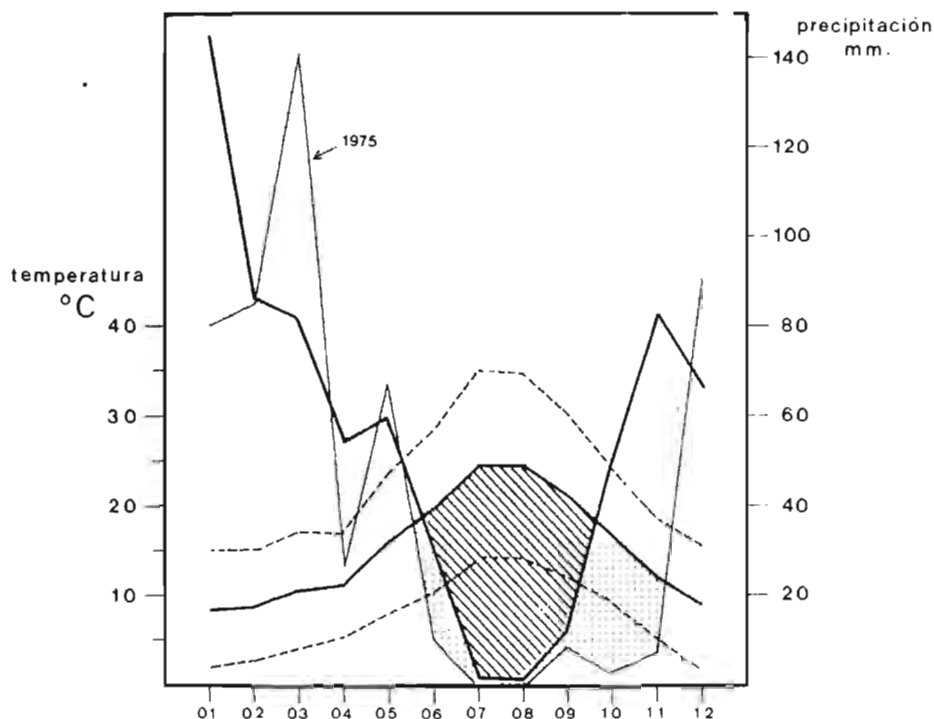


Figura 6.— Datos climáticos de la estación situada en el Embalse de Aracena, 5 km. al W. de nuestra área de estudio, para el período 1967-75. La figura muestra los valores medios mensuales de precipitación, temperaturas máximas y mínimas (trazo discontinuo) y temperatura media. Se muestran también por separado los datos pluviométricos de 1975, con objeto de destacar las diferencias existentes entre dicho año y las condiciones medias. La zona rayada representa el período medio de sequía estival para la totalidad de los años considerados. En punteado, zona suplementaria de sequía que aparece en el transcurso de 1975 y que se extiende sobre todo a los meses otoñales (ver texto).

TABLA 2 — Valores medios mensuales y precipitación anual total (en mm.) en dos períodos de los últimos nueve años. Puede apreciarse la acentuada sequía que tiene lugar en los años 1973-75.— Datos de la estación situada en el Embalse de Aracena.

Período	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	TOTAL ANUAL
1967-72	183,4	102,5	78,1	62,3	55,2	36,6	2,4	1,5	16,1	69,3	108,6	68,9	784,9
1973-75	80,8	52,1	90,1	39,4	67,5	19,7	0,5	0,8	3,0	12,4	41,0	61,9	469,2

LA ESTACIONALIDAD CLIMÁTICA REFLEJADA EN VEGETACIÓN E INSECTOS

Introducción

Los fenómenos de estacionalidad climática afectan a numerosos aspectos de la composición y funcionamiento de las comunidades vegetales y animales y ello ha sido ampliamente documentado desde hace más de dos siglos (HOPP 1974). Su estudio ha dado lugar al nacimiento de una ciencia, la fenología, que se ocupa de relacionar los fenómenos climáticos con procesos, principalmente funcionales, desarrollados por animales y plantas. Las comunidades sometidas a un clima de tipo mediterráneo, caracterizado como hemos visto por una marcada fluctuación en parámetros bióticos decisivos como precipitación y temperatura, muestran numerosos ejemplos de la influencia que un régimen climático fluctuante ejerce sobre las poblaciones vegetales y animales. No obstante, la mayoría de los estudios que han tratado este tema se han realizado en zonas de clima mediterráneo situadas en California, Chile o Australia (MOONEY y PARSONS 1973, SPECHT 1973, MOONEY, PARSONS y KUMEROW 1974 entre otros) y sólo unos pocos aportan documentación relativa a zonas situadas en la periferia del Mar Mediterráneo (p.ej.: LARCHER 1961, LOSSAINT 1973). Es éste uno de los motivos que nos han llevado a incluir datos acerca de la evolución estacional del estrato herbáceo y de las poblaciones de artrópodos del suelo y estrato inmediato. Hemos querido aportar con ello datos cuantificados sobre aspectos tan sólo conocidos de un modo meramente cualitativo y, sobre todo, proporcionar los que a nuestro juicio son los únicos datos cuantitativos existentes hasta la fecha sobre poblaciones de artrópodos en comarcas mediterráneas ibéricas.

La estrecha vinculación del estrato herbáceo a los parámetros climáticos, revelada por su inmediata respuesta a la sequía, heladas, lluvia, etc., y la directa relación que con la vegetación herbácea guarda su población entomológica, dependiente de ella para obtener alimento y cobertura, fueron los factores que nos inclinaron a la elección de dicho estrato como objeto de estudio

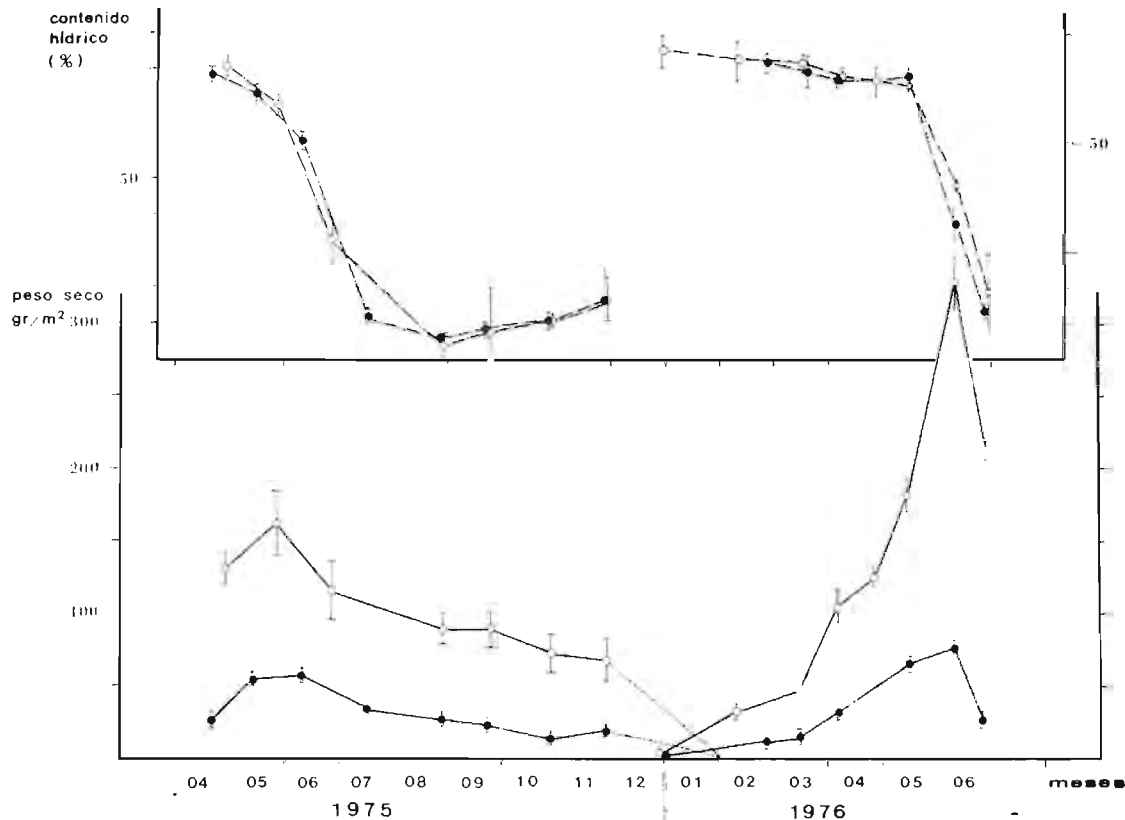


Figura 7.— Evolución estacional cuantitativa del estrato herbáceo en las dos parcelas de estudio, A (sometida a herbívoros, círculos llenos) y F (sin herbívoros, círculos vacíos). Los círculos indican el valor medio para cada fecha y las líneas verticales representan más o menos un error standard. En la porción superior de la figura se muestra la evolución del contenido hídrico (porcentaje de agua referido al peso fresco) y en la inferior el desarrollo de la biomasa aérea expresada en gramos de peso seco por m².

“control” de la estacionalidad biológica. No hemos pretendido en ningún momento a lo largo de este trabajo servirnos de dichos datos para establecer relaciones de causalidad con fenómenos estacionales observados en el seno de las comunidades de passeriformes a nivel global, objeto principal de este estudio, ya que el muestreo realizado sobre vegetación e insectos ha sido excesivamente simple como para pretender inferir a partir de aquí relaciones de naturaleza harto compleja. Hemos intentado únicamente aportar una información paralela, referida a fenómenos estacionales mucho más directamente vinculados a la evolución climatológica. Sólo en aquellos aspectos parciales de la evolución estacional de las comunidades de passeriformes que tuvieran que ver con el suelo y el estrato herbáceo hemos empleado nuestros datos acerca de este estrato para establecer conexiones con aquellos otros procesos.

Evolución cuantitativa del estrato herbáceo

En nuestra área de estudio, al igual que en el resto de las comarcas de clima mediterráneo del mundo, el estrato herbáceo está constituido exclusivamente por plantas herbáceas anuales o perennes, estas últimas dotadas en todos los casos de mecanismos de resistencia como bulbos y rizomas (“geofitas”) (DUNN 1970, MOONEY y RAVEN 1973). Las especies que componen el estrato herbáceo de nuestros encinares de estudio experimentan importantes cambios de unas zonas a otras en función de la profundidad del suelo, orientación, cobertura arbórea, etc., por lo que una descripción detallada del mismo hubiese requerido la realización de un muestreo sistemático y extenso. En nuestro caso, al tratar únicamente de seguir la evolución anual de la biomasa total, no hemos dedicado especial atención a la determinación exhaustiva de todas las especies integrantes del pastizal. No obstante, aunque sea sólo a título indicativo, podemos citar algunas de las especies herbáceas más características y abundantes de los encinares estudiados. Encontramos entre ellas a *Agrostis* spp., *Vulpia* spp, *Brachypodium distachyon*, *Briza maxima*, *Gaudinia fragilis*, *Poa bulbosa*, *Sherardia arvensis*, *Tolpis barbata*, *Ornithopus compressus*, *Trifolium cherleri* y *Tuberaria guttata*. En enclaves más húmedos y fértiles aparecen *Bellis annua*, *Cerastium glomeratum*, *Crepis* sp. y *Geranium molle*. Han de tenerse en cuenta, no obstante, las grandes variaciones horizontales que presenta la distribución de cada una de estas especies. Estudios fitosociológicos del encinar y pastizales asociados han sido efectuados por RIVAS GODAY (1959, 1964) y RIVAS MARTINEZ (1974) y en ellos puede encontrarse abundante información sobre el tema.

En líneas generales y desde un punto de vista cualitativo, el ciclo anual del estrato herbáceo puede resumirse del siguiente modo. La aparición de la nueva vegetación herbácea tiene lugar a comienzos del invierno tras las primeras lluvias y su desarrollo prosigue hasta alcanzar un máximo de biomasa durante

la época primaveral, coincidiendo con la floración de la mayoría de las especies. El desarrollo es más lento durante los meses invernales y se acelera considerablemente con la llegada de la primavera. Alcanzado el máximo de biomasa, el contenido hídrico decrece bruscamente y la vegetación aparece seca en pocas semanas, permaneciendo de esta forma y cada vez menos abundante hasta la llegada del próximo invierno.

Esta evolución se recoge en la Figura 7, donde presentamos los resultados obtenidos para las parcelas A (sometida a herbívoros) y F (sin ellos), desde abril de 1975 hasta junio de 1976. Hemos tomado como parámetros representativos de esta evolución el peso seco de hierba en gr./m^2 y su contenido hídrico, expresado en tanto por ciento de agua respecto al peso fresco. En el Apéndice 1 se ofrecen los datos brutos sobre los que dichas figuras fueron construidas. Puede apreciarse que en ambas parcelas la hierba permaneció verde (contenido hídrico superior al 75%) sólo durante cinco meses al año, durante los cuales tiene lugar su desarrollo vegetativo, floración y fructificación. Al final de dicha fase, situada en ambos años hacia mitad de mayo, se alcanza el máximo de biomasa, correspondiente a la maduración de las semillas, que tiene lugar una vez comenzada la desecación. Esta es total a poco de comenzar el verano.

El débil pero apreciable incremento que experimenta el porcentaje de agua a partir del verano debe considerarse el resultado de una mayor incidencia del rocío nocturno sobre el pasto seco, acompañado de la menor desecación diurna que propician temperaturas más suaves.

Las tendencias estacionales son independientes del régimen de aprovechamiento por herbívoros y prácticamente idénticas en ambas parcelas, no así los valores absolutos de biomasa seca, que son triplicados en la parcela F (sin herbívoros). Ello sólo nos indica que en ausencia de herbívoros la biomasa disponible es mucho mayor, pero no nos proporciona ninguna información acerca de una posible productividad diferencial entre ambas parcelas (PETRUSEWICZ 1967, PETRUSEWICZ y MACFADYEN 1970).

Es digno de resaltar el importante valor adquirido por la biomasa aérea en la parcela F durante sus máximos estacionales, de un orden de magnitud perfectamente comparable o incluso superior a los registrados en distintos puntos de la sabana africana del Senegal (BILLE y POUPON 1972, 1974), una zona geográfica caracterizada por un breve período de lluvias al que sigue un fuerte desarrollo del estrato herbáceo, constituido por plantas anuales exclusivamente. Por su fuerte estacionalidad climática, la sabana guarda abundantes paralelismos con las regiones mediterráneas (cf. BILLE et al. 1972).

Conviene resaltar aquí que nuestros datos sólo abarcan poco más de un año, el cual fue por otra parte climatológicamente extremo. Comparando nuestros resultados con abundante información similar obtenida por Ramón

C. Soriguer desde finales de 1975 hasta mediados de 1977 en las mismas zonas, puede afirmarse que aunque las tendencias estacionales mencionadas arriba parecen mantenerse constantes en años sucesivos, los valores absolutos de biomasa sufren cambios importantes de un año a otro dependiendo aparentemente de la abundancia de las precipitaciones. La fecha de aparición de pastos verdes depende totalmente de cuándo tengan lugar las primeras lluvias importantes y esta cronología ha sido muy variable durante los últimos años.

Como resumen de los resultados anteriormente expuestos y dentro del contexto en el cual nos interesan para el presente estudio, creemos entre los aspectos más destacables la escasa duración del período de actividad vegetativa del estrato herbáceo (aproximadamente el 40% del ciclo anual), lo cual provoca subsidiariamente la concentración temporal de la producción de semillas en unas pocas semanas. Ello plantea interesantes alternativas de estudio de cara a las respuestas que los herbívoros (vertebrados e invertebrados) han de ofrecer ante esta fuerte estacionalidad en la disponibilidad de recursos alimenticios.

Fenología general del ciclo anual estudiado

Después de haber visto en cierto detalle la evolución anual del pastizal en términos cuantitativos, es interesante resaltar aquí algunos rasgos generales del ciclo anual de la vegetación arbórea y arbustiva de la zona estudiada en lo que respecta a los elementos fenológicos más destacados, ya que más adelante haremos referencia a ellos en diversas ocasiones. La descripción se limitará al ciclo anual concreto que hemos estudiado, el cual debe diferir probablemente de las condiciones medias debido a sus particularidades climáticas.

Podemos escoger como comienzo del ciclo las fechas de las primeras lluvias otoñales o invernales. A partir de aquí y durante los meses inmediatos es el pastizal el que sufre cambios más importantes; las encinas y diversas especies de matorral sólo exhiben alteraciones de interés fenológico con la llegada de la primavera. Hacia finales de marzo se apreció ya la floración en algunas encinas aisladas, pero no es hasta mediados y finales de abril cuando prácticamente todos los pies muestran abundantes inflorescencias. Coincidiendo con la floración y el crecimiento de los nuevos brotes, hacen su aparición sobre los árboles numerosas orugas de Lepidópteros, generalmente sobre los brotes más externos del árbol. No podemos determinar la intensidad relativa que revistió esta plaga durante la primavera de 1975, por carecer de información de otros años en la misma localidad, pero según noticias recogidas entre la gente de la zona el ataque fué poco intenso durante este año.

Erica australis y *E. umbellata* se encuentran en plena floración hacia finales de abril, aunque ésta comenzó ya durante marzo. Algunos pies de *Cistus ladanifer* y *C. salvifolius* presentan ya flores pero hasta mayo no se extiende la flo-

ración a la mayoría de las plantas de estas especies.

A mediados de mayo las encinas han perdido prácticamente todas las flores y en el suelo se encuentran numerosos brotes cortados por las orugas (*Lymantria*, *Malacosoma*, *Tortrix*). El estrato herbáceo muestra abundantes flores y la mayoría de las jaras están en plena floración.

Hacia mitad de junio el pastizal está prácticamente agostado, los *Cistus* han perdido la flor y la evidente detención en la actividad de las plantas señala la llegada del verano. Únicamente *Halimium ocyroides* se halla en fase de intenso crecimiento y plena floración.

A lo largo del resto del verano el pasto seco va siendo consumido progresivamente por los herbívoros, quienes comen en esa época muchos brotes nuevos del matorral. El suelo se va desnudando de vegetación y se torna seco y polvoriento; sobre él sólo pueden encontrarse innumerables hormigas. Durante esta fase estival (sobre todo en julio y agosto) tiene lugar la caída de abundantes hojas viejas de la encina, que recubren el suelo en la base de las mismas. Es un período de completa ausencia de actividad vegetativa por parte de las plantas, extendiéndose hasta finales de septiembre sin ningún cambio apreciable, como no sea tal vez la casi completa desaparición del pasto seco.

A comienzos de octubre tuvo lugar la caída de muchas bellotas aún inmaduras, de pequeño tamaño y atacadas en su mayoría por larvas de *Balaninus* y *Carpocapsa*. En un estómago de Mirlo (*Turdus merula*) colectado en la zona el 26.09.75 aparecen restos de una de estas bellotas, cuya caída parece iniciarse por tanto en dicho mes. La caída de pequeñas bellotas abortadas (< 1,5 cm.) y algo mayores atacadas por larvas (hasta 2,5 cm.) se prolongó hasta mediados de noviembre.

La maduración y caída de la cosecha de bellotas tuvo lugar principalmente a lo largo de todo el mes de diciembre, prolongándose algo durante enero. La producción fué muy baja. Mediante muestreo de una docena de árboles elegidos al azar en la parcela B, obtuvimos una estimación de 85 Kg./Ha., lo cual es muy poco comparado con los 550 Kg./Ha. de promedio que indican CEBALLOS y RUIZ (1971). En nuestra estimación no se incluye el peso de bellotas inmaduras caídas en los meses precedentes. Dicho fracaso en la producción puede tal vez ser atribuido a la larguísima e intensa sequía.

La escasa abundancia de bellotas y la total ausencia de pasto verde motivada por el retraso de las lluvias, hizo que los grandes herbívoros (*Cervus elaphus*, ganado vacuno) y omnívoros (*Sus scrofa*) agotasen toda la bellota disponible en el suelo a medida que ésta iba cayendo de los árboles. A mediados de enero resultaba ya imposible encontrar siquiera una bellota en el suelo de los encinares.

Las primeras precipitaciones importantes se produjeron en diciembre y con ellas nació la nueva vegetación herbácea. Lo tardío de su nacimiento impidió

que creciese lo suficiente como para recubrir el suelo y prácticamente hasta febrero de 1976 el pastizal no mostró una densidad apreciable. A partir de aquí se inicia de nuevo el ciclo.

Evolución de las poblaciones de artrópodos

Como atestigua abundante literatura, el trampeo de artrópodos plantea numerosos problemas metodológicos y puede afirmarse que no existe ningún método de captura que por sí mismo y empleado como único procedimiento proporcione un muestreo lo suficientemente amplio como para considerar que sus resultados son una expresión más o menos fiel de la realidad bajo estudio. La capacidad de inventiva de los investigadores que han pretendido efectuar muestreos de poblaciones entomológicas se pone de manifiesto en los diversos tratados sobre el tema, donde se exponen innumerables métodos de captura, alguno de ellos de un elevado coste de fabricación y mantenimiento (SOUTHWOOD 1966, LAMOTTE et al. 1969, LE BERRE 1969 a y b y numerosas referencias citadas por estos autores). La mayoría de los autores recomiendan el empleo de diversos métodos combinados cuando se intente obtener una visión amplia de la comunidad de los artrópodos, pero aun así cada estrato vegetal o cada comunidad de insectos en particular obliga a complicados diseños experimentales encaminados tan sólo a muestrear una pequeña fracción de la comunidad total.

Ante esto, es fácil comprender que el procedimiento empleado por nosotros para la captura de artrópodos (platos de color con agua), aunque empleado por numerosos autores (LE BERRE y ROTH 1969, BLONDEL 1969 a y FROCHOT 1971, y numerosas referencias allí citadas), no ha de proporcionarnos más que una visión aproximada y superficial de las poblaciones de artrópodos del suelo y estrato herbáceo (cf. LE BERRE y ROTH 1969). Teniendo en cuenta estas limitaciones del método que se traducen esencialmente en un muestreo incompleto y fragmentario de las poblaciones y son compartidas por la mayoría de otros métodos simples (cf. JANZEN y SCHOENER 1968, JANZEN 1973 a y b, ALLAN et al 1973, 1975), creemos que los resultados obtenidos pueden al menos ofrecernos una imagen de conjunto de los procesos estacionales que se desarrollan en el seno de las comunidades artrópodos asociadas con el suelo y estrato herbáceo.

1.— Aspectos descriptivos generales

Tal como se señaló en el apartado correspondiente a métodos, las capturas se llevaron a cabo en cinco puntos diferentes, caracterizados por diferente cobertura arbórea u arbustiva, orientación geográfica y estado de manejo humano. Generalmente se realizaron dos trampeos por mes en cada punto, siendo posteriormente combinados los resultados de ambos para dar lugar a una úni-

ca muestra mensual en cada estación de trampeo. Aunque los resultados obtenidos han mostrado la existencia de ciertas diferencias entre las diversas zonas de trampeo, hemos agrupado los datos procedentes de todas ellas en una muestra única para cada mes, con objeto de obtener una primera idea global de la evolución cualitativa experimentada por la comunidad de artrópodos estudiada.

En la Tabla 3 mostramos la composición taxonómica de las capturas mensuales, así como el número de días x plato/mes del cual son el resultado. En la Figura 8 se representa gráficamente la variación anual experimentada por los distintos grupos taxonómicos en cuanto a su importancia relativa dentro del total de individuos capturados cada mes. En el Apéndice 2 se resume la composición taxonómica de todas las capturas en cada estación de trampeo.

Puede apreciarse claramente la existencia de unas tendencias estacionales muy marcadas en la composición cualitativa de las capturas, apareciendo sucesivamente en calidad de dominantes varios grupos taxonómicos. Los más característicos y que dan lugar a una dominancia más marcada son Coleoptera, Formicidae, Diptera y Collembola, sucediéndose en este orden a lo largo del ciclo anual. Entre los máximos de importancia relativa correspondientes a Formicidae y Diptera se sitúa un intervalo en el cual los Hymenoptera no Formicidae alcanzan una apreciable significación relativa.

El predominio de los coleópteros en las muestras, aunque muy marcado, está restringido a un corto período de tiempo situado en el mes de mayo. Casi la totalidad de los 1.772 individuos de este grupo capturados en mayo pertenecían al género *Anisoplia* (Scarabeidae), eminentemente florícolas. Es evidente la coincidencia de este máximo de importancia relativa de los coleópteros con la floración de numerosas especies herbáceas (principalmente Compositae y Gramineae) y matorral (*Cistus spp.*) en cuyas flores se observaban numerosos ejemplares de *Anisoplia sp.* durante el mes de mayo.

Esta fase primaveral de dominancia de los coleópteros florícolas es seguida abruptamente por un período de duración algo mayor durante el cual los Formícidos adquieren la máxima significación. Esta situación se prolonga hasta el mes de septiembre, de forma que durante los cálidos y secos meses estivales el único grupo que proporciona cierta cantidad de capturas son los Formícidos (Tabla 3). En este aspecto los resultados del trampeo coinciden con la impresión subjetiva obtenida por cualquier observador, que puede apreciar fácilmente durante el verano la gran actividad y ubicuidad de las diversas especies de Formicidae. Los meses otoñales contemplan un incremento en la importancia de los Dípteros y la práctica desaparición de las hormigas. Dentro de los Dípteros, la mayoría la constituyen pequeñas especies de Nematoceros.

El período invernal está caracterizado por la súbita aparición de un importante contingente de Collembola, los cuales llegan a dominar en las capturas durante un corto intervalo de tiempo, coincidiendo con los meses más fríos y

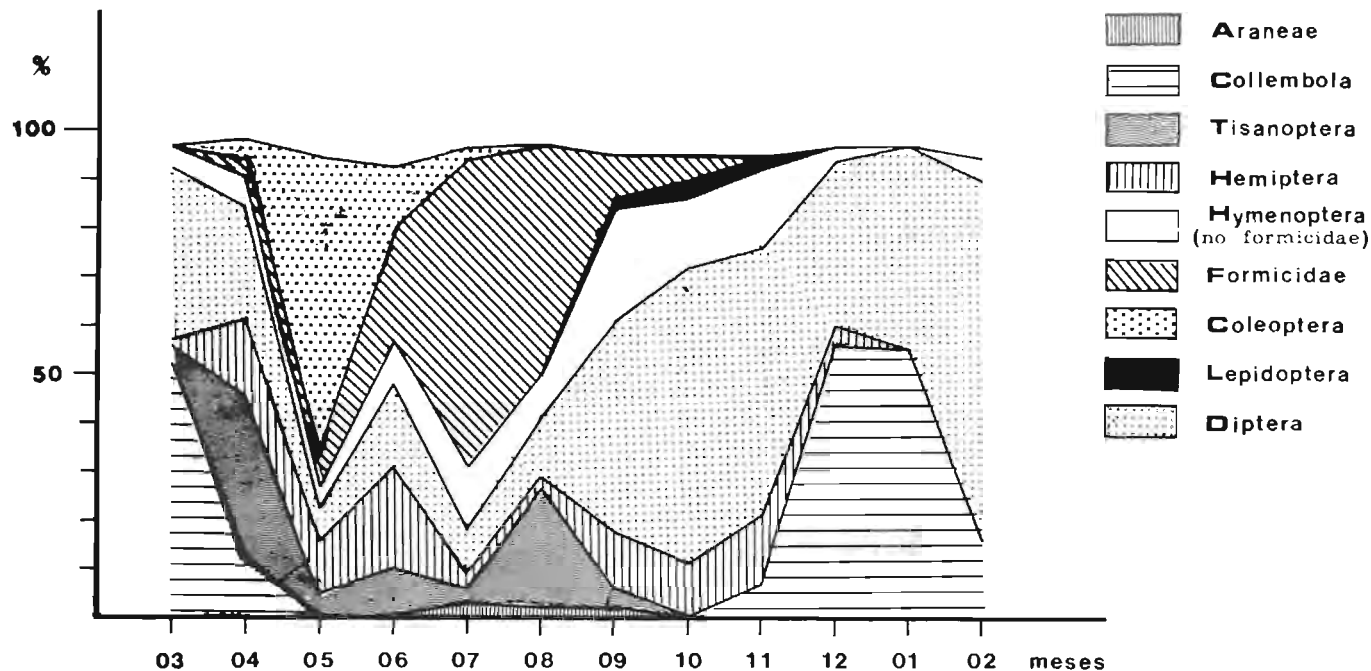


Figura 8.— Evolución estacional de las capturas de artrópodos del suelo y estrato herbáceo. Las importancias relativas de los diversos grupos taxonómicos están calculadas sobre el total de individuos capturados en cada mes en las cinco estaciones de trapeo combinadas. No han sido incluidos algunos grupos de escasa importancia numérica (Tabla 3), lo cual hace que no todos los meses alcancen el 100 % total.

TABLA 3.— Composición taxonómica y evolución mensual de las capturas de artrópodos realizadas desde marzo 1975 hasta febrero 1976 en las cinco estaciones de trapeo combinadas. En el cuerpo principal de la Tabla, la fila superior de cifras en cada mes se refiere al porcentaje representado por cada grupo frente al total de capturas y la inferior al número absoluto de capturas. (x), comprende Acarina, Psocoptera, Orthoptera y ejemplares indeterminados. (xx), incluye Homoptera y Heteroptera. La composición detallada de todas las capturas se ofrece en el Apéndice 2. \bar{x} , media anual; s^2 , varianza; C.V., coeficiente de variación.

M E S . (Total capturas)	Acarine- la.	Collemb- la.	Thisanop- tera .	Hemipte- ra. (xx)	Diptera	Hymenopte- ra (no For- mícidae) .	Lepi- dopte- ra	Formici- dae	Coleopte- ra	Otros . (x)	Nº/día x pla- to (total = días x plato)	Var. / día x plato.
03 (1.716)	0,52 9	57,50 902	3,78 65	1,11 19	35,21 665	4,66 80	0,35 6	1,58 10	1,15 20	0,12 2	57,76 (95)	19,716
04 (1.488)	0,94 14	12,03 179	33,20 494	16,06 239	23,66 352	6,12 91	0,27 4	7,23 46	3,90 59	0,01 9	52,00 (24)	27,411
05 (2.778)	0,47 13	0,50 14	4,39 122	13,71 381	7,92 220	3,20 89	0,36 10	4,72 131	63,79 1.772	0,46 26	158,90 (20)	579,980
06 (1.324)	0,76 10	4,38 58	9,67 128	21,07 279	17,14 227	9,89 131	0,15 2	23,12 306	12,61 167	1,21 16	66,20 (10)	58,405
07 (372)	2,15 8	0,54 2	2,69 10	2,96 11	9,41 35	13,71 51	- -	63,71 237	2,15 8	2,69 10	31,00 (12)	64,108
08 (835)	1,08 9	0,96 8	23,95 200	2,63 22	14,93 108	8,86 74	0,24 2	68,62 406	0,66 4	0,24 2	30,76 (21)	30,820
09 (464)	1,72 8	0,22 1	4,09 19	11,21 52	43,53 202	23,49 109	2,37 11	9,91 46	1,51 7	1,94 9	27,77 (18)	28,000
10 (424)	0,24 1	0,71 3	- -	10,61 45	61,32 260	14,15 60	3,54 15	5,42 23	0,94 4	3,07 13	21,55 (18)	26,031
11 (321)	0,94 2	6,54 21	- -	14,33 46	55,76 179	16,51 53	3,12 10	0,31 1	1,56 5	1,25 4	15,29 (21)	15,007
12 (304)	0,60 2	56,25 171	- -	3,95 12	34,21 104	3,62 11	0,33 1	0,33 1	6,66 2	- -	17,66 (24)	4,716
01 (630)	0,16 1	54,60 344	1,43 9	1,27 8	40,95 258	0,32 2	0,16 1	- -	0,16 1	0,95 6	30,09 (21)	4,714
02 (755)	0,40 3	15,76 110	1,19 9	0,79 6	74,70 564	5,70 43	- -	- -	0,66 5	0,79 6	34,31 (22)	34,912
TOTAL CAPTURAS:	800	1.822	1.036	1.020	3.114	794	62	1.209	2.053	203	11.413	
\bar{x}	0,33	5,98	3,96	4,11	11,31	3,30	0,26	5,60	8,51	0,87		
Nº/día x plato: s^2	0,053	74,031	36,281	25,910	38,982	3,486	0,071	56,409	588,175	2,754		
C.V.	69,6	143,8	147,9	123,9	32,4	58,5	30,9	134,1	285,1	190,7		

la época de pluviosidad invernal. Los Colémbolos están presentes en las capturas durante el resto del ciclo anual (Tabla 3), aunque siempre su importancia relativa es exigua.

Con objeto de establecer una ordenación objetiva de los distintos meses en función de la composición taxonómica de las capturas, se llevó a cabo un análisis en componentes principales (GITTINS 1969, GONZALEZ-BERNALDEZ et al. 1969 a y b, RAMIREZ 1973) en el que se consideraron como casos los doce meses y como variables las nueve categorías taxonómicas señaladas en la Figura 8 más una constituida por todas las clases restantes combinadas. La importancia de cada grupo se expresó en forma de su significación numérica relativa dentro del total mensual. El análisis absorbió el 89,32% de la varianza original en los cinco primeros ejes y los factores de carga rotados de los distintos grupos taxonómicos en los tres primeros ejes se muestran en la Tabla 4. Diptera, Hymenoptera no Formicidae y Lepidoptera aparecen influyendo significativamente el primero de los ejes y se presenta como un grupo de similares tendencias estacionales. Araneae y Formicidae se segregan en el segundo eje.

TABLA 4.— Análisis en componentes principales de las capturas mensuales de artrópodos. Factores de carga de los distintos grupos taxonómicos para los tres primeros ejes rotados. Se han subrayado los valores superiores a 0,600 en valor absoluto.

	COMPONENTES		
	I	II	III
Araneae	0,026	<u>0,953</u>	0,081
Collembola	-0,202	-0,341	0,261
Thisanoptera	-0,214	0,130	0,131
Hemiptera	0,208	0,024	-0,198
Hymenoptera (no Form.)..	<u>0,715</u>	<u>0,631</u>	0,020
Formicidae	-0,167	<u>0,886</u>	-0,092
Coleoptera	-0,320	-0,152	<u>-0,891</u>
Lepidoptera	<u>0,923</u>	-0,031	-0,103
Diptera	<u>0,672</u>	-0,475	0,337
Otros	0,241	0,174	<u>-0,945</u>

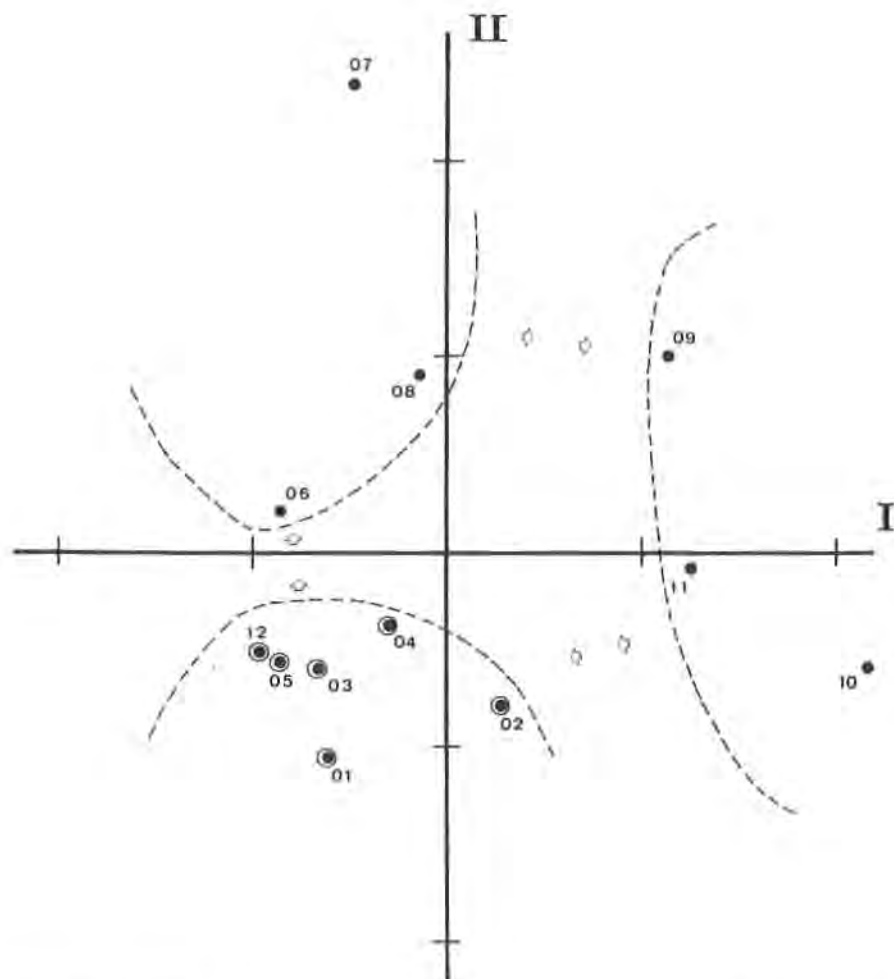


Figura 9.— Análisis en componentes principales de las capturas mensuales de artrópodos; proyección de los doce meses estudiados sobre el plano definido por las componentes I y II. Las flechas destacan la naturaleza cíclica de la composición de las capturas (ver texto). Los meses en los cuales se registran al menos 25 mm. de precipitación se muestran con círculos dobles.

En la Figura 9 se muestra la proyección de los doce meses estudiados en el plano definido por las componentes I y II. Aparecen tres grupos nítidamente definidos cuya estructura secuencial es bien patente. Los meses otoñales (09, 10, 11) constituyen una agrupación caracterizada por valores positivos altos en el eje I (abundancia de Díptera, Hymenoptera no Formicidae y Lepidoptera) y netamente diferenciados del resto. Dentro de estos últimos, el eje II sirve para separar por una parte los meses estivales (06, 07, 08), con valores positivos medios o altos (significación destacada de Formicidae y Araneae), y por otra los meses invernales (12, 01, 02) y primaverales (03, 04, 05), fundidos en un único grupo que caracterizan de manera algo imprecisa la presencia de Collembola y Díptera y la ausencia de Formicidae. Puede apreciarse que este grupo mixto corresponde exactamente a los meses en los que se producen precipitaciones apreciables (Figura 6). El carácter lluvioso de ese período parece ser responsable de su homogeneidad frente al resto del año y la estación invernal-primaveral debe su estabilidad cualitativa precisamente a su pluviosidad. Los otros dos grupos de meses se incluyen ambos en la estación seca, no siendo aparentes las causas por las que se hallan tan alejados uno del otro en el plano I-II. En relación con las capturas de artrópodos del suelo y estrato herbáceo, el ciclo anual aparece por tanto subdividido en tres segmentos cuya naturaleza se revela esencialmente climática.

Resulta aparente en la Figura 9 que la composición de las capturas es un fenómeno cíclico. Por tratarse las doce muestras de datos temporales secuenciales, podemos considerar el plano I, II como un plano de las fases (PAVLIDIS 1973) sobre el cual el sistema, cuyas coordenadas las constituyen precisamente las abundancias relativas de los diversos grupos taxonómicos, describe una trayectoria cerrada, característica de una fluctuación periódica (PAVLIDIS, op. cit.). Es destacable el hecho de que las transiciones del sistema dotadas de mayor "velocidad" son las que se producen durante verano y otoño (de 06 a 11), entrando a continuación en una fase de mayor estabilidad durante invierno y primavera (época de lluvias). Estos resultados, aparte de presentarnos de un modo claro y sintético los rasgos más destacados de la evolución estacional de la comunidad de artrópodos trampeada, ofrece un indudable interés teórico derivado de la naturaleza cíclica de la composición de las capturas.

2.— Variaciones estacionales en abundancia y diversidad de las capturas.

Hemos ofrecido en el apartado anterior sólo una idea de conjunto acerca de los cambios estacionales observados en la composición taxonómica relativa de las capturas efectuadas en las cinco estaciones de trampeo. Con objeto de ganar en generalidad se englobaron los datos mensuales de todas las estaciones en una única partida. A continuación pasamos a presentar resultados que pro-

porcionan una información más precisa acerca del desarrollo estacional y que está relacionada con los cambios en abundancia y diversidad de las capturas. En este análisis se muestran por separado los resultados de las cinco estaciones, aunque dentro de cada una se han tratado conjuntamente las capturas efectuadas dentro de un mismo mes.

La "abundancia" de las capturas puede expresarse indistintamente en términos de número de individuos capturados o bien en biomasa seca, todo ello referido a alguna unidad de intensidad de trampeo, que en nuestro caso ha sido el día x plato. Ambas medidas creemos que son complementarias y por ello en lo que sigue hemos expresado los resultados de acuerdo con ambos criterios.

El término "diversidad", expresión ecológica muy empleada y a veces controvertida (HURLBERT 1971), la utilizamos en el sentido usual que adquiere en la literatura ecológica más reciente, esto es, como una medida que engloba información acerca de la riqueza en especies y de la distribución relativa de los individuos entre ellas. (WHITTAKER 1970, MARGALEF 1974, PIANKA 1974, PIELOU 1974, por citar sólo algunos textos generales). La naturaleza de nuestros datos (ver métodos) hace imposible el cálculo de la diversidad sobre la base de las contribuciones de cada especie, pero a pesar de ello hemos querido ofrecer una idea de la riqueza faunística de las capturas efectuando los cálculos de diversidad empleando niveles taxonómicos superiores, los cuales variaron de género a orden (habitualmente familias) y que totalizaron 30 categorías cualitativas a las cuales fueron asignados todos los ejemplares capturados durante el análisis de las capturas. Dicho procedimiento es poco ortodoxo dentro de las líneas usuales de la abundante y ya clásica literatura sobre diversidad, pero creemos que hemos podido obtener con ello una visión más o menos realista de la evolución estacional de la diversidad faunística de los artrópodos capturados. La expresión utilizada para el cálculo de la diversidad ha sido la de Shannon (SHANNON y WEAVER 1949):

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \lg_e p_i \quad ,$$

donde $i = 1, 2, \dots, s$ = número de categorías cualitativas (30 en nuestro caso) y p_i es la contribución relativa de cada una al total de individuos. Los cálculos se efectuaron en ordenador mediante un programa escrito en FORTRAN PDP 8/E proporcionado por H.S. Moller, Universidad de Copenhague, y posteriormente modificado por nosotros en algunos de sus detalles de entrada y salida. Dicho programa efectuaba comparaciones estadísticas entre los pares de muestras usando el test de HUTCHESON (1970) y proporcionaba el error standard de todas las estimaciones.

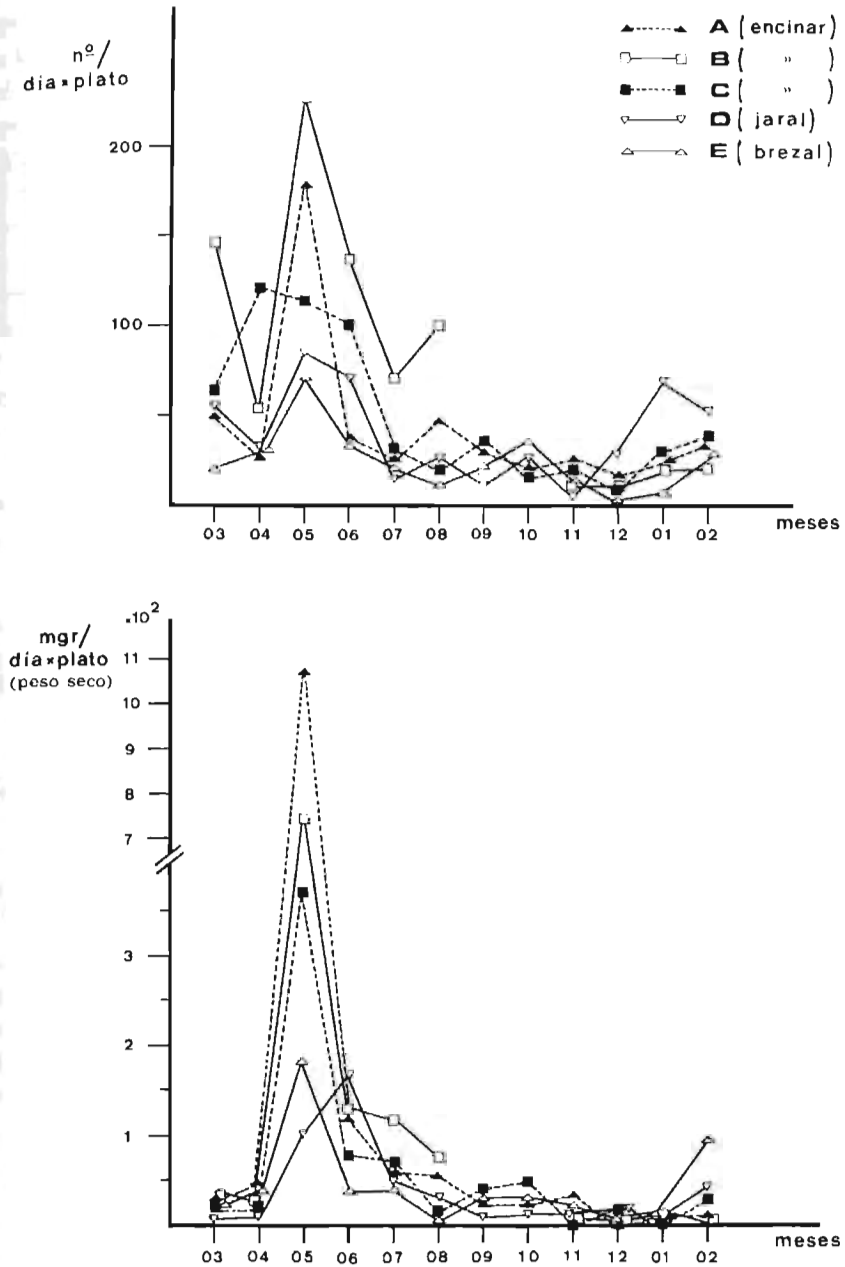


Figura 10.— Evolución estacional de la abundancia de las capturas de artrópodos del suelo y estrato herbáceo en las cinco estaciones de trampeo, referida a número de individuos (gráfico superior) y biomasa (inferior). Las estaciones A-E son descritas en el apartado correspondiente a métodos.

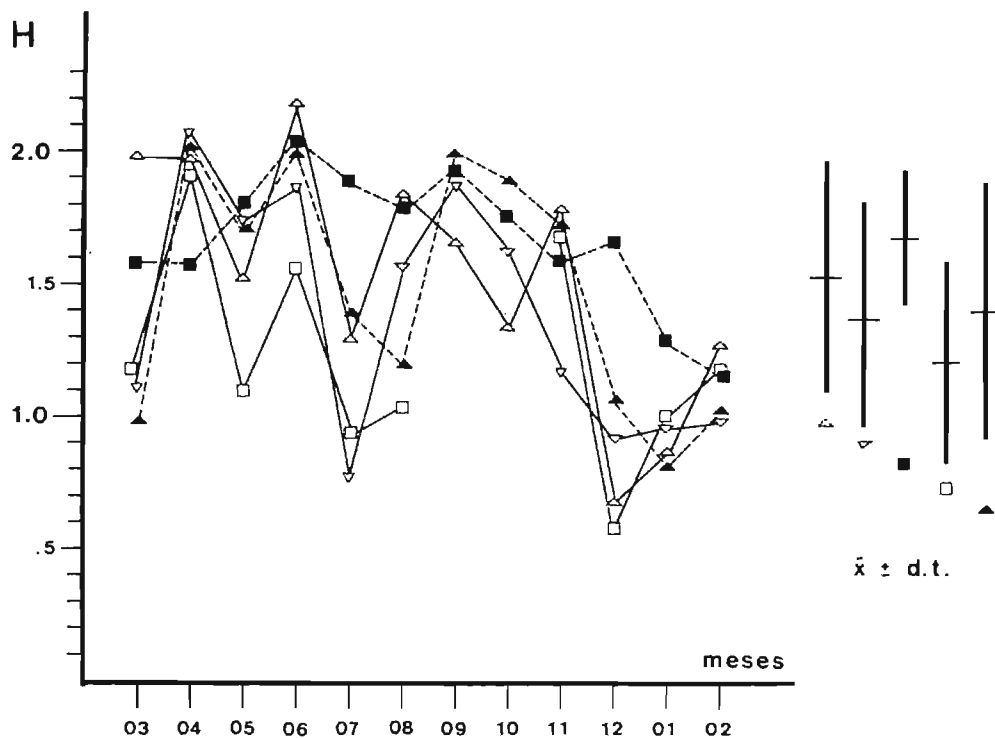
En la Figura 10 se muestra la evolución mensual de la abundancia de las capturas en las cinco estaciones de trampeo. Puede observarse que tanto en número de individuos como en biomasa se produce un marcado máximo durante el mes de mayo, del cual es responsable en cierto grado la abundante presencia de coleópteros florícolas (*Anisoplia*, ver arriba), que por su tamaño (promedio de 10 mm. de longitud y 6,5 mgr. de peso) influyen también decisivamente en el peso total de las capturas y distorsiona quizás la visión general. El número de ejemplares capturados por día y plato alcanza sus valores más bajos durante los meses 11 y 12 (< 25 ind./día x plato). A partir de aquí se inicia un progresivo aumento hasta alcanzar un máximo en primavera; durante los meses de verano, los resultados numéricos de los trampeos son de un orden de magnitud sólo ligeramente superior a los de invierno. Existe pues una señalada estacionalidad en la abundancia de las capturas, las cuales se concentran en un corto intervalo de tiempo que coincide abiertamente con la época de mayor actividad vegetativa del estrato herbáceo (ver arriba).

Aunque las tendencias mostradas por la evolución anual de la abundancia de capturas puede considerarse paralela en las cinco estaciones, existen ciertas diferencias entre ellas en lo que concierne a los valores absolutos de abundancia (Figura 10). La tres estaciones ubicadas en el interior de encinares, aun siendo estos de variadas características (A, B, C), registran durante el máximo primaveral mayor abundancia que las restantes (D y E), situadas ambas en áreas de monte bajo (jaral y brezal respectivamente). La ausencia prácticamente total de estrato herbáceo en estas dos últimas estaciones, su menor volumen total de vegetación y tal vez determinadas condiciones químicas del suelo derivadas del humus creado por el matorral, son probablemente responsables de este efecto. Durante el resto del ciclo anual esta diferencia parece mantenerse pero de un modo mucho menos marcado, en particular durante los meses de otoño e invierno.

El desarrollo mensual de la diversidad (Figura 11) presenta características absolutamente diferentes a las que observamos en la evolución de la abundancia (Figura 10). Ello no resulta inesperado, ya que no existe a priori ninguna relación entre H y el tamaño de la muestra (abundancia). Los resultados parecen mostrar la existencia de una marcada fluctuación que da lugar a la sucesiva aparición de máximos y mínimos; aquellos aparecen respectivamente en 04, 06, 09-11 y 02, intercalándose los mínimos entre ellos. En líneas generales, las cinco estaciones de trampeo están en fase durante su oscilación.

Comparando las Figuras 8 y 11 puede apreciarse que, como cabía esperar, los mínimos de diversidad corresponden precisamente a situaciones de dominancia relativa de un sólo grupo taxonómico, mientras que los máximos de diversidad coinciden con situaciones de transición entre fases sucesivas de alta dominancia. Dado el característico modo de evolución cíclica en la compo-

Fig. 11.-- Cambios mensuales en la diversidad de las capturas (H) obtenidas en las cinco estaciones de trampeo. Los símbolos utilizados para designar las estaciones son los mismos que en la Fig. 10. A la derecha se muestra la media anual para cada estación \pm desviación típica.



ción cualitativa de las capturas discutido arriba, la fluctuación de la diversidad es el resultado de la superposición de varias secuencias ondulatorias desfasadas en diverso grado. Ello da lugar a una nueva situación fluctuante dotada de una mayor frecuencia y menor amplitud que cada una de las componentes. Un importante corolario que sigue de lo anterior es la aparente independencia de H respecto de las circunstancias climáticas estacionales.

3.— Componentes de la diversidad: espacio y tiempo

El índice de diversidad que hemos empleado, H , cuenta entre sus propiedades más destacables el hecho de poder ser subdividido en componentes aditivas (PIELOU 1969, 1974). Esto quiere decir que si los individuos capturados pueden ser clasificados de acuerdo con varios criterios además del que ofrece su naturaleza taxonómica (p.ej. localidades de captura, meses, etc.), se puede calcular la contribución que cada una de estas componentes hace a la diversidad total. En otras palabras, la diversidad total de la muestra puede fraccionarse en componentes, jerárquicas o no, asociadas con las diversas variables que influyen en el diseño de muestreo. Esta propiedad de H ha sido utilizada por algunos autores (LEVINS 1968, SHORROCKS 1975) para dilucidar la

TABLA 5.— Contribución a la diversidad total de las capturas por parte de la dimensión temporal. H_g = diversidad total de las muestras; \bar{H}_g = valor medio de las diversidades de todas las sesiones de trampeo; \bar{H}_m = media de los valores mensuales de diversidad. Δ = contribución absoluta a la diversidad global (H_g).

Localidad	C O M P O N E N T E S						
	H_g	INTRAMENSUAL (residual)			INTERMENSUAL		
		\bar{H}_s	Δ	%	\bar{H}_m	Δ	%
A	2,530	1,393	0,011	0,43	1,404	1,126	44,51
B	2,088	1,088	0,133	6,37	1,221	0,867	41,52
C	2,243	1,483	0,196	8,74	1,679	0,564	25,14
D	2,202	1,243	0,151	6,86	1,394	0,808	36,69
E	2,282	1,421	0,111	4,86	1,532	0,750	32,87
\bar{x}	2,269	1,326	0,120	<u>5,45</u>	1,446	0,823	<u>36,15</u>

aportación relativa a la diversidad total de las distintas dimensiones del nicho ecológico de un grupo de especies. En nuestro caso, la división de H en sus componentes puede aportarnos información acerca de la estructura espacial y temporal de las comunidades de insectos trapeadas en lo que a diversidad se refiere. Las dimensiones que podemos tratar son la temporal (diferencias intra e inter-mensuales) y la espacial (diferencias entre habitats). Los resultados de este análisis se ofrecen en las Tablas 5 y 6.

TABLA 6.— Contribución a la diversidad total por parte de la dimensión espacial (diferencias entre estaciones de trapeo). H_g = diversidad total de las muestras; H_1 = media de diversidad para todas las localidades. Δ = contribución a la diversidad global.

M e s e s	H_g	H_1	Δ	%
03	1,432	1,310	0,122	8,53
04	2,126	1,940	0,186	8,75
05	1,469	1,338	0,131	8,94
06	2,195	1,878	0,317	14,45
07	1,425	1,266	0,159	11,16
08	1,543	1,488	0,055	3,54
09	2,075	1,855	0,220	10,60
10	1,775	1,727	0,048	2,69
11	1,844	1,636	0,208	11,28
12	1,280	0,968	0,312	24,42
01	1,092	1,048	0,044	3,99
02	1,210	1,128	0,082	6,74
\bar{x}	1,622	1,465	0,157	<u>9,59</u>

Puede observarse que la dimensión temporal es con mucho la más importante dentro de la diversidad total, siendo responsable en promedio del 41,60% de la misma, mientras que las diferencias espaciales (inter-hábitats) sólo suponen el 9,59% de la diversidad total. Estos resultados, inesperadamente, son casi idénticos a los obtenidos al analizar otras comunidades de insectos, a pesar de tratarse de regiones geográficas muy distantes y grupos taxonómicos bien diferentes. SHORROCKS (1975), para muestras de *Drosophila* obtenidas en Gran Bretaña, obtiene que la dimensión temporal (intra- e intermensuales) aporta 40,87% a la diversidad total y las diferencias entre lugares de trampeo el 9,08% (comparar, respectivamente, con 41,60 y 9,59% obtenidos en nuestro caso). La similitud es aún más llamativa, ya que la componente intramensual (5,18%) y la intermensual (35,69%) de la diversidad de las *Drosophila* británicas se ajustan perfectamente a nuestros resultados (5,45% y 36,15%, respectivamente). Se nos escapa por el momento el significado que dichas coincidencias puedan tener dentro del contexto de la ecología de las comunidades en estudio.

4. - Variaciones mensuales en el tamaño de los ejemplares

Diversos autores han señalado la existencia de cambios estacionales en el tamaño de los insectos capturados (BLONDEL 1969, FROCHOT 1971), diferencias en las distribuciones de tamaño entre localidades próximas dotadas de distintas características climáticas (WHITTAKER 1952, JANZEN y SCHÖENER 1968, GILLON y GILLON 1974) o entre distintos períodos del día dentro de una misma localidad (ELTON 1973). Ello ha demostrado la existencia de relaciones entre el tamaño y las condiciones físicas del medio a partir de las cuales puede inferirse interesante información sobre la ecología de las comunidades estudiadas. En nuestro caso, hemos encontrado la existencia de cambios estacionales que afectan al peso seco medio de los individuos capturados (Figura 12).

Parecen existir dos máximos anuales, uno más marcado durante los meses de primavera y comienzos de verano y otro menor durante el otoño, existiendo dos mínimos relativos correspondientes a parte del invierno y la porción central del verano. No obstante, no existe una concordancia bien marcada entre las distintas estaciones de trampeo, que muestran en algunos casos evoluciones bien distintas de la que hemos indicado antes para el conjunto. Estas discrepancias y la general ambigüedad de la imagen ofrecida por la Figura 11, pueden ser debidas al hecho de que el peso medio de los individuos tal vez no constituya por sí mismo un parámetro eficaz para expresar los cambios en tamaño. El efecto que uno o varios insectos de elevada talla ejercen sobre el peso medio de la muestra es desproporcionado respecto a su efectiva significación dentro del conjunto. Hemos optado sin embargo por mostrar los resulta-

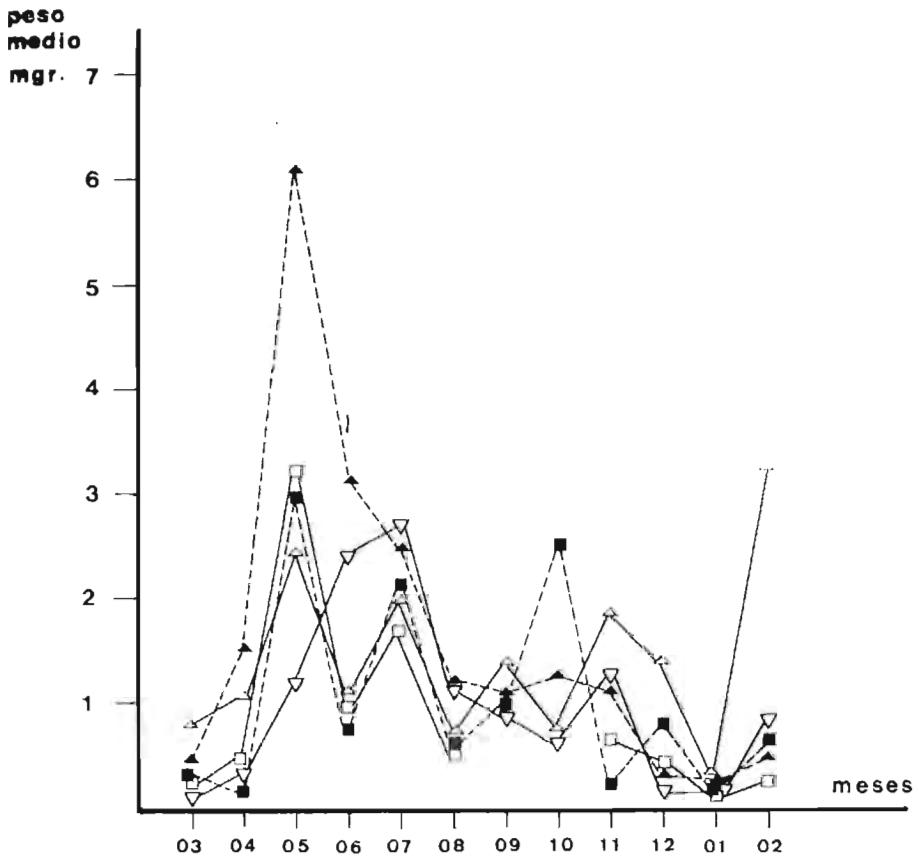


Figura 12.— Evolución mensual del peso medio (en mgr. de peso seco) de los insectos capturados en las cinco estaciones de trapeo. Símbolos como en la Fig. 10.

dos anteriores, ya que con independencia de los hechos arriba aludidos, el peso medio de los insectos nos proporciona una idea del grado de subdivisión mostrado por la biomasa total.

Si consideramos no el peso de los individuos, sino su longitud total, las tendencias estacionales se clarifican notablemente (Figura 13 y Apéndice 3). El número de individuos menores de 4 mm se ve muy reducido durante el período comprendido entre 05 y 08 (ambos inclusive) en el cual predominan claramente los de talla superior. El porcentaje de insectos medianos o grandes (> 4 mm) disminuye progresivamente a partir de 09 hasta alcanzar su mínima significación durante el período 12-04. Estas tendencias son igualmente apreciables en cada una de las cinco estaciones y por ello han sido combinadas. Los insectos que pudiéramos denominar "grandes" (> 10 mm) se encuentran representados prácticamente a lo largo de todo el ciclo anual (Figura 13) aunque su importancia relativa es apreciable sólo durante 05, 06 y 07. Resumiendo, puede afirmarse que existe un claro predominio numérico de los insectos de pequeña talla durante los meses de otoño e invierno, mientras que en el resto del ciclo anual (primavera y verano) las capturas se componen de una importante fracción de insectos de talla superior.

La diversidad de tallas presentes en cada mes fue medida mediante la expresión $1 / \sum p_i^2$ (SIMPSON 1949), en la que $i = 1, 2 \dots 16$ = número de clases de tamaño utilizadas y p_i = proporción del total de insectos presentes en la clase i (Apéndice 3, Figura 14).

Creemos que la diversidad de tamaños es una buena medida de la riqueza de formas presentes, ya que es presumible que distintos tamaños de insectos deben poseer, independientemente de su distancia taxonómica, diferentes características ecológicas y ocupar por ello posiciones también diferentes dentro del espacio funcional de la comunidad. Los resultados obtenidos son de una gran consistencia interna (Figura 14). La riqueza en formas capturadas aumenta de modo prácticamente exponencial de 03 hasta 07, produciéndose a continuación un brusco empobrecimiento que prosigue hasta alcanzar en 02 un nivel comparable al inicial. Dicha disminución ofrece menor pendiente media ($- 0,92 \cdot \text{mes}^{-1}$) que el incremento primaveral ($+ 1,57 \cdot \text{mes}^{-1}$) y va amortiguándose progresivamente.

Estos resultados introducen un nuevo y complejo aspecto en el proceso de evolución temporal de las comunidades de insectos trampeadas, ya que ofrecen una visión absolutamente distinta a la obtenida a través del estudio de la diversidad taxonómica en un anterior apartado (correlación entre ambas medidas de diversidad: $r_s = 0,226$, $p > 0,05$, $n = 12$). Ello tiende a indicar que el espaciamiento temporal de los diversos grupos taxonómicos, origen de las fluctuaciones de la diversidad, se superpone a un proceso de ajuste en las tallas de los individuos cuya vinculación con aquél está lejos de ser evidente. La realidad de ambos procesos aparece sin embargo fuera de toda duda.

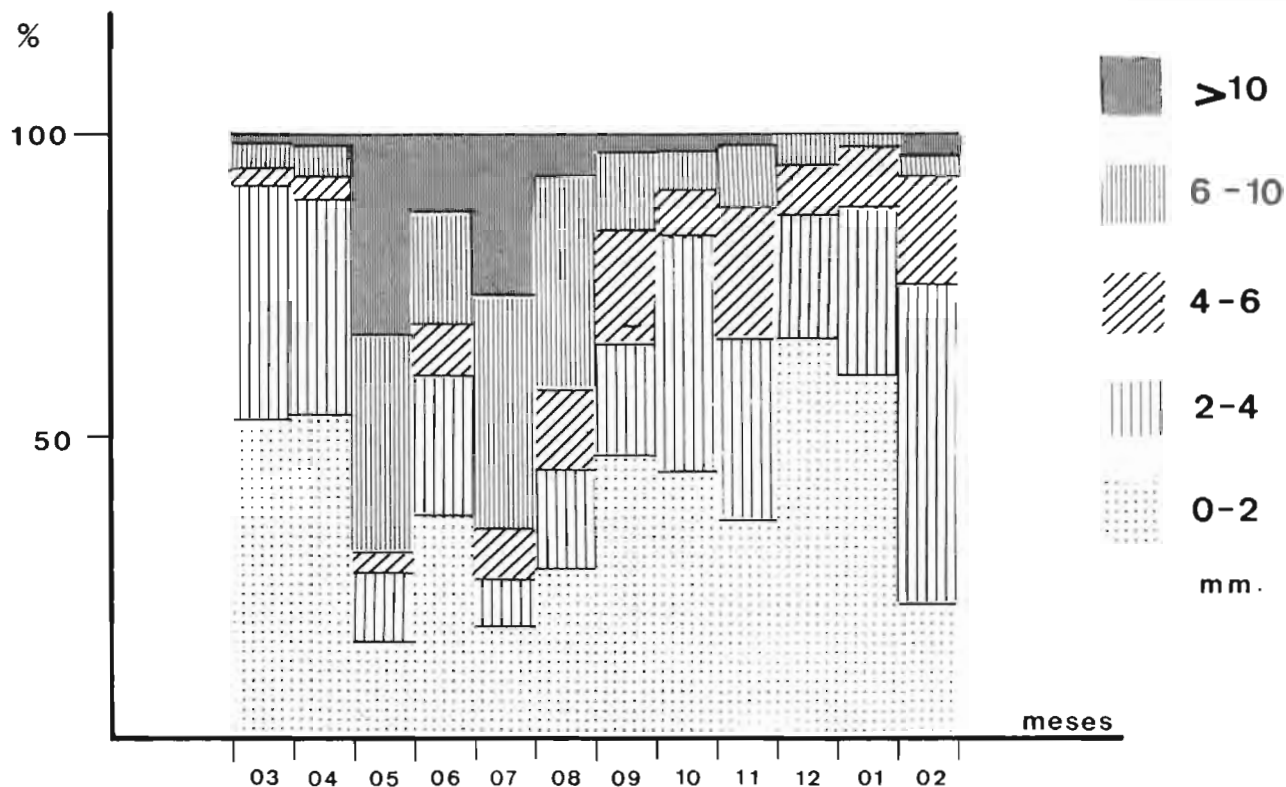


Figura 13.— Cambios estacionales en la distribución de tamaños de los insectos capturados (las cinco estaciones combinadas, porcentajes calculados respecto a número de individuos). Datos más detallados se ofrecen en el Apéndice 3.

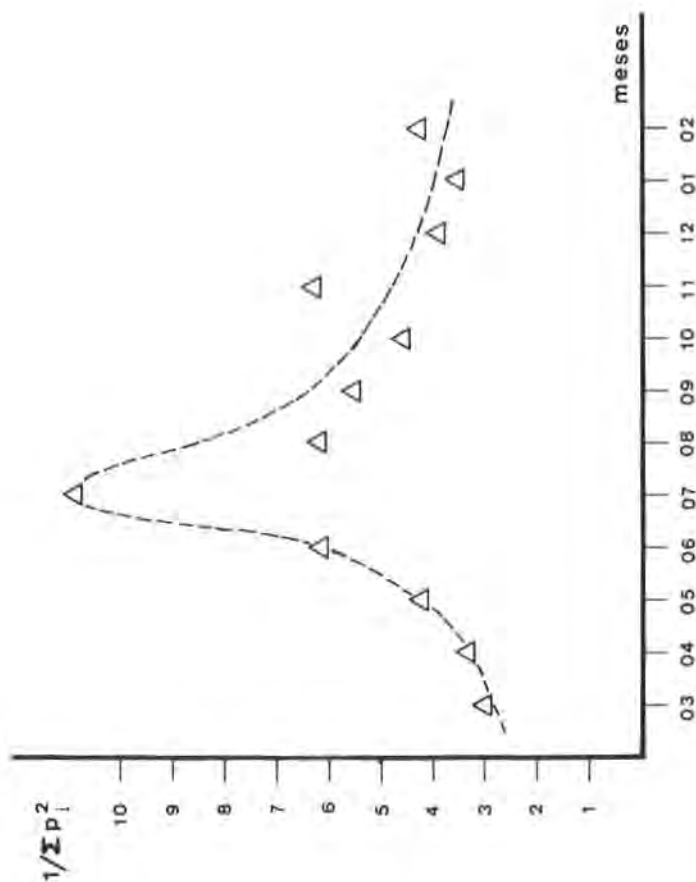


Figura 14.— Evolución mensual de la diversidad de tallas de los insectos capturados en las cinco estaciones de trapeo combinadas. La expresión empleada se halla descrita en el texto. La línea de trazos sugiere una posible curva de variación anual.

Discusión

Los ecólogos teóricos que han tratado el tema de la diversidad específica o el empaquetamiento de especies se han concentrado preferentemente en el estudio de aves y mamíferos, tal vez de un modo un poco involuntario y forzados por una mayor disponibilidad de información de base sobre estos grupos. Ello ha conducido a ignorar un poco el significado que la dimensión temporal pueda tener en la estructuración de las comunidades, en parte debido a la gran sincronía que preside las actividades de los vertebrados superiores y el consiguiente escaso valor que para ellos posee el tiempo a la hora de subdividir entre las especies el espacio ecológico disponible. No es esta sincronía sin embargo el único aspecto que convierte en mero caso particular el estudio de los vertebrados. La relación entre el tiempo de generación y la duración de las fluctuaciones ambientales es de importancia decisiva a la hora de considerar la conformación temporal de las comunidades.

Fue HUTCHINSON (1951) quien, creemos que por primera vez, llamó la atención sobre la importancia que en la estructuración de las comunidades sometidas a condiciones fluctuantes posee la relación entre el tiempo de generación de las distintas especies (T_g) y la duración de una fluctuación ambiental completa (P). Este aspecto parece haber sido tradicionalmente ignorado y creemos que ello ha contribuido en gran parte a esa desviación en los objetos de estudio que señalábamos al comienzo de esta discusión. El pequeño tamaño de los insectos y su corto tiempo de generación (BONNER 1966, FENCHEL 1974) hacen que el número de generaciones anuales y el espaciamiento temporal de las mismas a lo largo del gradiente estacional estén sujetos a selección natural y sean ajustables dentro de unos límites más bien amplios, ya que $T_g < P$ (SHAPIRO 1975).

En líneas generales y elaborando un modelo ciertamente simplista, la estrategia seguida por estos organismos de corta vida puede ser doble: un generalismo a ultranza capaz de afrontar situaciones ambientales muy diversas, pero que posibilita la presencia de los organismos a lo largo de todo el ciclo ("especies persistentes", CAMERON 1972), o bien una especialización fundada sobre bases fisiológicas o ecológicas que restringe la presencia a determinados segmentos del gradiente estacional, óptimos para una determinada fisiología y/o ecología ("especies estacionales", CAMERON 1972). Esta última alternativa es obviamente posibilitada por la capacidad de los insectos para entrar en diapausia más o menos prolongada durante los períodos desfavorables (CLOUDSLEY-THOMPSON 1964, SALT 1964). Por el contrario, los organismos cuyo T_g es de un orden de magnitud similar o mayor que P , sólo pueden elegir la primera estrategia, la presencia continua, y de ello se deriva una menor significación de la dimensión temporal en la estructuración de dichas comunidades.

Esto último no es rigurosamente cierto, ya que determinados mamíferos y gran parte de los reptiles experimentan una diapausia temporal durante los períodos adversos, pero en estos casos dichas fases de latencia no parecen tener demasiado significado en el conjunto de la comunidad, ya que T_g sigue siendo lo suficientemente elevado como para dificultar cualquier proceso selectivo a nivel de comunidad. En el caso de los vertebrados dotados de suficiente movilidad (aves, quirópteros) el período desfavorable puede originar unaseudodiapausia, la migración, que elimina de las comunidades a individuos de numerosas especies durante ciertos períodos. Aunque la fisiología y fenomenología de la migración sean bien distintas de la diapausia en sentido estricto, sus implicaciones ecológicas son similares a nivel local y este hecho parece haber sido ignorado frecuentemente. En estos casos cabe esperar también que la dimensión temporal juegue un importante papel en el empaquetamiento de las distintas especies, al igual que en el caso de las comunidades de artrópodos.

Volviendo de nuevo a los artrópodos, la realidad de la estrategia del espaciamiento temporal de los distintos taxones a lo largo del gradiente estacional es un hecho demostrado hasta la saciedad por numerosa bibliografía, referida a muy distintos microhábitats, zonas geográficas y grupos taxonómicos (DAVIS y GRAY 1966, CLENCH 1967, MACKAY y KALFF 1969, CAMERON 1972, GILLON y GILLON 1973, 1974, SHAPIRO 1975, SHORROCKS 1975, entre otros muchos) y ha sido constatada igualmente en numerosos resultados. No son sin embargo tan abundantes los estudios que han intentado profundizar en las motivaciones ecológicas o físicas de este escalonamiento temporal y aportado información sobre los determinantes directos de dicha utilización progresiva del tiempo. Por otra parte, además de la aparente generalidad de los fenómenos de utilización temporal progresiva, se deducen de la literatura una serie de tendencias globales en las comunidades de artrópodos, independientemente de zona geográfica, microhábitat, métodos de muestreo, etc. Estas afectan a las tallas corporales, diversidad y estructura trófica de las comunidades estudiadas y son en gran medida coincidentes con las tendencias obtenidas por nosotros. Creemos que ello merece ser discutido en cierto detalle por tratarse al parecer de características comunes a muchas comunidades de insectos, las cuales son muy dispares bajo otros criterios.

1.— *Bases del espaciamiento temporal: un modelo simple*

Debido a las circunstancias climáticas, el suelo y estrato herbáceo atraviesan a lo largo del ciclo anual por una serie de estados cualitativamente muy diferentes que producen una clara compartimentación del gradiente estacional en zonas diametralmente distintas; la concentración del período de lluvias, el corto período vegetativo de la capa herbácea, los breves y bien delimitados intervalos de floración y producción de semillas, hacen que la evolución de los

recursos alimenticios para fitófagos y detritívoros no sea tan sólo de índole cuantitativa, sino también cualitativa. A continuación exponemos un modelo muy sencillo diseñado especialmente para los dos grupos tróficos anteriores, el cual puede servirnos para obtener una visión global de los fenómenos temporales observados en las comunidades de artrópodos estudiadas. De su misma simplicidad se deriva el que sus predicciones sean tan sólo generales.

Sea $R_i(t)$ una función que describe la disponibilidad del recurso i (semillas, tallos verdes, flores, etc.) en el tiempo t . Dicha función sólo puede adquirir valores $R_i(t) \geq 0$ y ha de ser periódica, tal que $R_i(t + n \cdot P) = R_i(t)$, siendo P = período de una fluctuación (un año) y n cualquier número entero. Obviamente, según su campo de existencia, cada una de las funciones $R_i(t)$ ha de pertenecer a uno de los dos grupos siguientes (Figura 15):

a: $R_i(t)$ existe para t comprendido entre 0 y P .

b: $R_i(t)$ existe sólo en el intervalo cerrado $t_0 \leq t \leq t_1$, siendo $|t_1 - t_0| \leq P$.

Imaginemos ahora un conjunto de especies S_j^i tal que todas ellas dependan tróficamente del recurso i de manera exclusiva y que todas cumplan $T_{g,j} \ll P$, siendo T_g su tiempo de generación. Suponemos igualmente que la única condición para su subsistencia es que $R_i(t) > 0$ y que no existen restricciones fisiológicas a su existencia durante el período P . En caso de que $R_i(t)$ cumpla el requisito a, S_j^i puede optar evolutivamente por cualquiera de las dos estrategias de utilización temporal señaladas arriba (persistencia o estacionalidad). Sin embargo, si $R_i(t)$ sólo existe en el intervalo $t_0 \leq t \leq t_1$ (alternativa b), S_j^i sólo puede utilizar un corto segmento del tiempo total disponible (t_0, t_1), por lo que sólo puede optar por la estrategia de la estacionalidad. Dentro de este campo de existencia sería posible la superposición temporal de las diversas S_j^i (Figura 15).

El modelo anterior es conceptualmente ampliable a un conjunto de recursos cualitativamente diferentes R_1, R_2, \dots, R_n , pudiendo las diversas $R_i(t)$ cumplir indistintamente la condición a o b señaladas arriba. En lo que sigue consideraremos el caso en el cual predominan las $R_i(t)$ sujetas a la condición b, sucediéndose dichas funciones a lo largo de P de modo que en cualquier tiempo t_h existe al menos un valor de i tal que $R_i(t_h) > 0$. Analicemos a continuación algunas de las predicciones que cabe deducir de esta situación.

La primera conclusión importante sería la sucesión estacional de "paquetes" de especies dotados de similares requerimientos ecológicos (Fig. 15). Ello trae como consecuencia un elevado valor de la componente temporal de la diversidad total, así como la sucesión alternativa de situaciones de alta y baja dominancia que ocasionará una fluctuación en la diversidad alrededor de un valor medio más o menos constante. Dentro de cada "paquete", las formas de pequeño tamaño habrían de predominar al comienzo de los períodos productivos, aumentando la significación de las de mayor talla hacia el final de di-

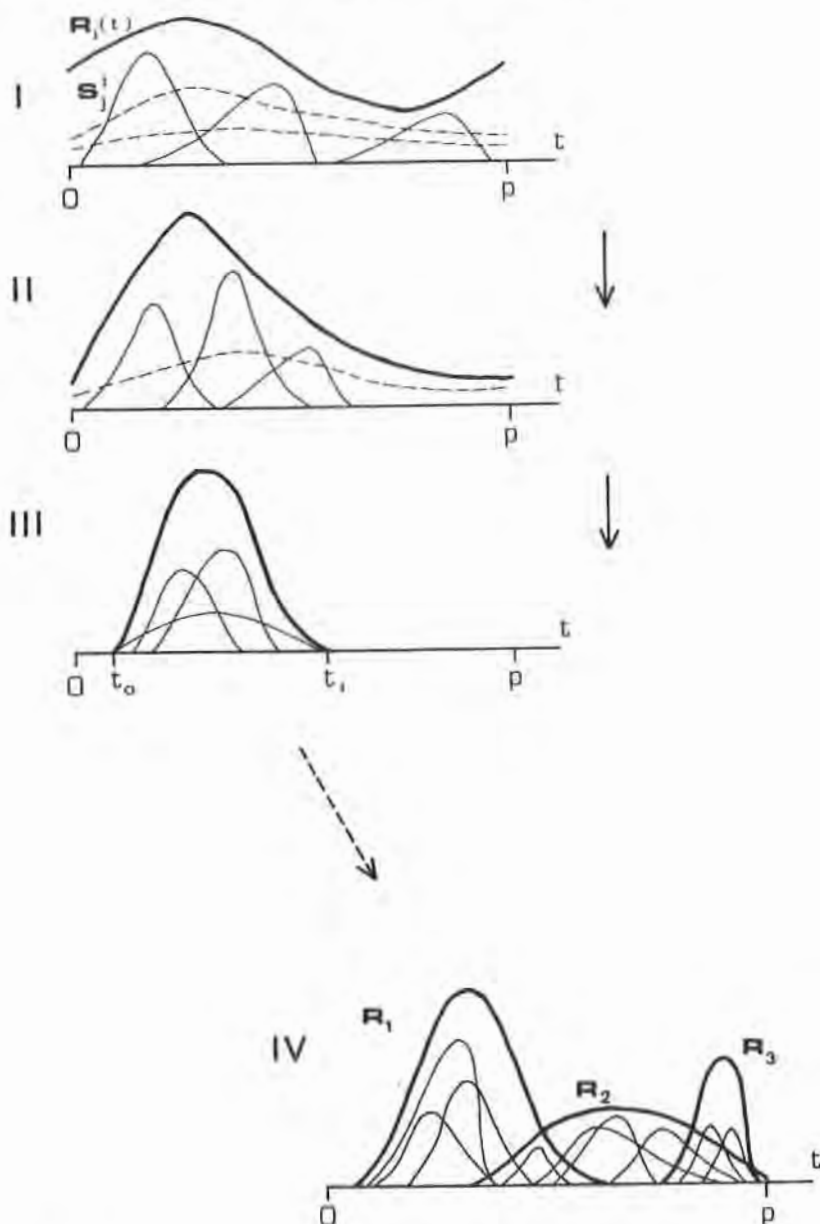


Figura 15.— Representación gráfica del modelo de espaciamento temporal descrito en el texto. Los símbolos son los mismos utilizados en la descripción del modelo. Las figuras I y II corresponden a la categoría *a* señalada en el texto, mientras que III se incluye en la categoría *b*. En la figura IV se muestra un caso equivalente a III pero con tres funciones de abundancia (R_1 , R_2 , R_3) repartidas a lo largo del período P . Se han representado en trazo continuo las curvas S_j^i que suponen utilización estacional y en discontinuo las S_j^i de especies persistentes. Ver texto para exposición detallada del modelo.

chos períodos; esto vendría condicionado simplemente por la disponibilidad de tiempo para completar el desarrollo dentro del período favorable. El final de los períodos productivos contemplaría una mayor diversidad de tamaños derivada de la superposición de formas dotadas de distintos períodos de desarrollo. La transición entre los dominios de dos $R_i(t)$ sucesivas ha de reflejarse en discontinuidades en la diversidad y este punto creemos que es importante a la hora de analizar la similitud entre las predicciones del modelo y la realidad. La abundancia total, $A(t)$, ha de resultar función de $R_1(t) + R_2(t) + \dots = \sum R_i(t)$, y el grado de heterogeneidad temporal de la abundancia global resulta por tanto función del desfase medio entre las distintas $R_i(t)$.

Hasta el momento, no hemos tenido en cuenta a grupos tan significativos como predadores y parásitos, pero el modelo puede ser extendido fácilmente para tenerlos en consideración. En este caso, la función de abundancia del recurso es de algún modo proporcional a $A(t)$, la abundancia de fitófagos y detritívoros, cuyas características tan sólo son predecibles si conocemos las de todas las $R_i(t)$. No obstante, dicha función ha de tener existencia durante todo el período P , ya que se impuso la restricción de que para cualquier t_h hay al menos una función que no se anula. De acuerdo con esto, surge la importante consecuencia que predadores y parásitos pueden, teóricamente, optar por cualquiera de las dos estrategias, persistencia o estacionalidad, y la componente temporal de estas especies ha de ser menos acusada. No obstante, la especificidad de los parásitos y la frecuente especialización trófica de los predadores hace pensar que la opción estacional ha de ser la predominante.

2.— *Bases del espaciamiento temporal: nuestro sistema de estudio*

Antes de pasar a discutir nuestros resultados en relación con el anterior modelo es necesario confrontar las suposiciones del mismo con la realidad bajo estudio. De todas ellas, la más importante a nuestro juicio es atribuir a la componente trófica el papel principal en el espaciamiento temporal de herbívoros y detritívoros. La escasa bibliografía existente permite suponer que ello es esencialmente correcto; DETHIER y MACARTHUR (1964), MACKAY y KALFF (1969), GILLON y GILLON (1973, 1974) y sobre todo CAMERON (1972), proporcionan cierta cantidad de evidencia que refleja una vinculación estrecha entre disponibilidades alimenticias y abundancia o/y diversidad de las comunidades de artrópodos en lo que a fitófagos y detritívoros se refiere. En nuestro caso la información disponible no está debidamente cuantificada, pero los resultados apoyan igualmente dicha suposición y los máximos de dominancia numérica de los diversos grupos tróficos se corresponden estrechamente con las distintas fases de disponibilidad. La mayor disponibilidad de detritus orgánicos se produce a continuación de las primeras lluvias, las cuales arrastran los restos de pasto seco y contribuyen a su degradación. Dicho pe-

riodo coincide justamente con la fase de dominancia de Collembola (Figura 8), básicamente saprófagos (ROSS 1956). No obstante, esta abundante presencia de Colémbolos en el período húmedo del ciclo anual no debe ser del todo ajena a las exigencias de humedad que dicho grupo taxonómico muestra (DICASTRI 1973, WIEGERT 1974). El período de lluvias invernales da lugar a la aparición de vegetación herbácea activa, ausente durante los seis meses anteriores. Su crecimiento prosigue hasta el mes de mayo (Figura 7), aumentando a la vez la biomasa por unidad de superficie y la diversificación estructural del microhábitat, que pasa a contener todo un gradiente de temperatura-humedad y permite una diversificación de formas. Durante este período de crecimiento del estrato herbáceo no existe una dominancia marcada de ningún grupo en particular, pero predominan en conjunto los fitófagos (Homoptera, Heteroptera, Tisanoptera) y saprófagos (Collembola). La época de floración introduce grupos florícolas bien definidos (Coleoptera) y el inmediato máximo en la producción de semillas coincide con la aparición de los Formicidae. Predadores y parásitos muestran su presencia restringida en breves períodos (Araneae, ciertos Formicidae) o bien se extienden a lo largo de todo el ciclo anual (Hymenoptera), coincidiendo esto en líneas generales con las suposiciones formuladas arriba. GILLON y GILLON (1973) resaltan igualmente la presencia continua a lo largo del ciclo anual de los predadores en el estrato herbáceo de una sabana africana, un medio que también está sometido a una fuerte estacionalidad climática.

Aunque nuestra evidencia es sólo de naturaleza indirecta, tiende a demostrar, junto con la aportada por los autores mencionados arriba, las bases tróficas del espaciamiento temporal en las cuales nos basamos para la formulación de nuestro modelo. No puede ignorarse sin embargo, la relación puramente fisiológica entre la situación climática y la presencia de algunos grupos, aunque ésta debe afectar probablemente sólo a una reducida fracción del conjunto (p. ej.: Collembola).

Uno de los aspectos que a nuestro juicio merece ser destacado entre las predicciones del modelo es la efectiva sucesión observada de bloques o "paquetes" de especies a lo largo del ciclo anual, presentando cada bloque un cierto grado de homogeneidad interna en cuanto a su situación trófica. Aunque la estructuración sobre bases competitivas de las comunidades de artrópodos consumidores primarios y saprófagos parece no ser generalmente aceptada y ha sido objeto de numerosas controversias (HAIRSTON et al. 1960, MURDOCH 1966, CLENCH 1967, RATCHKE 1976), la descomposición en bloques temporales puede parecer a primera vista una estrategia motivada por situaciones competitivas. Desde un punto de vista exclusivamente teórico, la estabilidad de un sistema interactivo amplio compuesto de muchas especies, aumenta al disminuir su conectividad (frecuencia de elementos no nulos en la

matriz de interacción) (GARDNER y ASHBY 1970, MAY 1972). No obstante, para una interacción media y conectividad dadas, el sistema es más estable globalmente si las interacciones se ordenan en forma de bloques relativamente independientes, aún cuando internamente algunos de dichos bloques muestren alta conectividad (MAY 1972). En una situación en la cual cada bloque se caracterizaría evidentemente por su ubicación dentro del gradiente temporal, la elección de esta alternativa disociativa viene obligada por la imposibilidad anatómica y fisiológica de desarrollar una matriz de interacción internamente homogénea, ya que ello implicaría la elección de la estrategia de persistencia, o generalismo a ultranza, por parte de la mayoría de las especies integrantes de la red de interacción; esto último parece poco menos que imposible a la vista del elevado índice de reemplazamiento temporal en la disponibilidad de recursos. Creemos por consiguiente que la disgregación del conjunto en bloques parciales no parece responder a las necesidades de ajuste colectivo frente a una situación competitiva, sino más bien a la resolución independiente de los problemas particulares de cada grupo trófico de cara al desarrollo estacional. Esto nos hace pensar, una vez más, en la importancia cualitativamente bien diferenciada que la dimensión temporal parece poseer en la conformación de las comunidades de determinados organismos.

De acuerdo con el modelo, la abundancia total de las capturas, $A(t)$, ha de ser aproximadamente proporcional a $\sum R_i(t)$ y ello es confirmado por nuestros resultados. El período que registra mayor abundancia de capturas es el comprendido, aproximadamente, entre 02 y 07, coincidente con la época en la cual existe una mayor disponibilidad global de recursos. Dicha fase del ciclo anual es dentro del conjunto la que ofrece condiciones más favorables (ecológicas y climáticas) para el desarrollo de los artrópodos, estando delimitada anterior y posteriormente por la época invernal y estival respectivamente, ambas desfavorables bajo distintos puntos de vista. La naturaleza adversa del período estival para los artrópodos del suelo en localidades mediterráneas ha sido discutida por DICASTRI (1973) y se deriva directa e indirectamente de las condiciones climáticas. En la siguiente tabla presentamos las temperaturas registradas el 18.07.75 (16,20 h.) en una zona próxima a la parcela A, casi desnu-

	SOL.	SOMBRA.
Aire, 30 cm. del suelo	35,5°C.	35,3°C.
Aire, 1 cm. del suelo	46,0°C.	35,3°C.
Suelo, capa superficial	53,0°C.	37,0°C.
Suelo, 7 cm. profundidad	57,0°C.	40,0°C.

da de vegetación herbácea. Dicha fecha no puede considerarse un caso extremo en cuanto a temperaturas, sino como un exponente de las condiciones más frecuentes a lo largo del verano.

Aparte de los elevados valores absolutos, puede apreciarse la existencia de un marcado gradiente que abarca en 37 cm. de separación vertical un diferencia de 21,5°C. en el sol y 4, 7°C. en la sombra. La escasa cobertura vegetal del suelo hace que las circunstancias climáticas al sol sean tal vez las más importantes en conjunto. La sequía estival y el intenso calentamiento del suelo, directamente y/o a través de sus efectos sobre el estrato herbáceo, configuran un período abiertamente desfavorable que trunca abruptamente el máximo primaveral de abundancia. Ello resulta evidente al comparar nuestros resultados con la curva de evolución de la abundancia obtenida por BLONDEL (1969) en una localidad del sur de Francia con clima no estrictamente mediterráneo (ASCHMANN 1973) y veranos menos severos. En dicha localidad el máximo de abundancia se desarrolla a lo largo de todo el verano como una continuación directa de la época primaveral, no produciéndose ningún tipo de recesión durante los meses más cálidos.

El incremento continuo en tallas y diversidad de las mismas que se produce a lo largo de la primavera para culminar en 07 (Figs. 13 y 14) parece ser en gran parte una consecuencia de los hechos señalados arriba y coincide también con las predicciones obtenidas a partir del modelo. A medida que transcurre el período favorable (máximo $\sum R_i(t)$, época primaveral) se va produciendo la adición de formas de mayor tamaño a las ya preexistentes de menor talla, estando esto probablemente relacionado con la duración de su desarrollo. La brusca terminación del período favorable desencadena la disminución progresiva de la diversidad de tallas y de la importancia de los insectos de pequeño tamaño dentro del conjunto. Este hecho puede atribuirse a dos causas bien diferentes que pueden operar conjuntamente o no. Por un lado, una probable mayor vulnerabilidad de las formas pequeñas frente a las condiciones de altas temperaturas y baja humedad predominantes durante el verano, derivada de la mayor dificultad para mantener su balance hídrico. Esto ha sido argumentado por JANZEN y SCHOENER (1968) para explicar las diferencias encontradas en las distribuciones de tamaño de los insectos capturados en localidades con diferente humedad ambiental en América Central. Por otro lado, hemos de considerar la menor longitud de vida y desarrollo que presentan las formas de pequeño tamaño (FENCHIEL 1974), lo cual hace posible a las mismas un mayor grado de ajuste temporal a las condiciones ambientales. Junto con esto, sus escasas posibilidades de desplazamientos controlados amplios las imposibilita para explotar los posible núcleos favorables que persistan en el hábitat. Las formas de mayor talla, por el contrario, extienden su período de vida a lo largo de más tiempo, tienen probablemente más facilidad para man-

tener su balance hídrico y son capaces de explotar el hábitat a mayor escala espacial, pudiendo refugiarse en los posibles enclaves favorables que existan durante las fases más cálidas del verano.

Todos estos factores pueden, aisladamente o en conjunto, contribuir a explicar también las diferencias encontradas por distintos autores en las distribuciones de tamaños de insectos entre distintas zonas geográficas, períodos del día, microhábitats o épocas del ciclo anual (WHITTAKER 1952, JANZEN y SCHOENER 1968, BLONDEL 1969 a, FROCHOT 1971 a, SCHOENER 1971, JANZEN 1973 a y b, ELTON 1973, GILLON y GILLON 1974).

Consideraciones finales

A lo largo de todo el capítulo anterior hemos pretendido hacer hincapié sólo en aquellas facetas de la evolución temporal de las comunidades de artrópodos del suelo y estrato herbáceo que son de interés en relación con lo que creemos ha de ser una concepción amplia de los fenómenos temporales. No hemos querido ser exhaustivos en la discusión de nuestros resultados. La consideración de otros muchos aspectos, aunque intrínsecamente interesantes, prolongaría innecesariamente la exposición a la vez que oscurecería la visión del proceso estacional. El resultado puede aparecer como un flujo de razonamientos algo inconexos y ciertamente compartimentados, pero creemos que se han destacado precisamente aquellos aspectos a lo que cabe conferir mayor significación global.

Son dos los factores que parecen tener un papel preponderante en la conformación de la comunidad anual de artrópodos estudiada. De una parte, la breve duración del período de actividad vegetativa del estrato herbáceo y la subsiguiente fuerte compresión de la estación favorable a lo largo de unos pocos meses que no suponen más del 40-50% de la totalidad del ciclo anual. Por otro lado, el período estival, claramente adverso y limitante para muchos grupos taxonómicos, desencadena la segunda de las dos grandes transiciones cualitativas dentro del ciclo. Estos dos factores configuran el proceso dinámico que es la evolución anual de la comunidad muestreada: estructura trófica, abundancia, tallas y diversidad taxonómica y de tamaños sufren una evolución temporal que en líneas generales puede explicarse teniendo en cuenta sólo los dos factores antes mencionados, sea directamente o a través de sus efectos sobre la actividad y persistencia del estrato herbáceo. Nuestra evidencia concuerda con la aportada por trabajos anteriores y que revelan que las poblaciones de insectos parecen estar reguladas no sólo por factores físicos (ANDREWARTHA 1961, BRADSHAW 1974), sino también por variables biológicas (DETHIER y MACARTHUR 1964, DIXON 1970, HUGHES y WALKER 1970, CAMERON 1972, 1976).

Faltan estudios similares al nuestro realizados en otras zonas de clima me-

diterráneo con los cuales establecer comparaciones y describir posibles paralelismos. No obstante, las fuerzas selectivas que conforman el proceso temporal son cualitativamente similares en todas las zonas mediterráneas del planeta (DI CASTRI 1973) y debe existir una convergencia global en los procesos estacionales estudiados comparable a la bien conocida convergencia existente entre formas y anatomía de la vegetación (MOONEY y DUNN 1970, KUMMEROW 1973) y estructura y composición de las comunidades de vertebrados (HURTUBIA y DI CASTRI 1973, SAGE 1973, FUENTES 1976, MELLADO et al. 1976, para reptiles; CODY 1973, 1974 para aves).

Presumiblemente, los fenómenos de convergencia, hasta ahora descritos únicamente por comparación de situaciones temporalmente estáticas, han de ser extensibles igualmente a los procesos temporales anuales. En otras palabras, el estudio de la convergencia entre ecosistemas mediterráneos debe incluir la forma de las $f_i(t)$ que describen la evolución de los parámetros de las comunidades y no sólo los valores instantáneos de dichas $f_i(t)$ en un momento dado. Este enfoque es particularmente necesario al estudiar comunidades compuestas por organismos como los artrópodos, de longitud de vida y tiempo de generación mucho menor que el ciclo anual y por lo tanto capaces de un auténtico escalonamiento temporal. Ya indicamos anteriormente que la importancia del tiempo como dimensión organizadora en el seno de las comunidades ha de ser forzosamente variable en función del tipo de organismos de que se trate. Creemos que los artrópodos constituyen un buen material de estudio para el análisis de los procesos temporales y que dicha línea pueda proporcionar en el futuro una visión más amplia y realista del papel que la dimensión temporal que ha jugado en la estructuración de las comunidades de organismos.

LA COMUNIDAD DE PASSERIFORMES. I. EVOLUCION ESTACIONAL EN TERMINOS DE COMPOSICION Y ABUNDANCIA.

Introducción.

El primer paso en el análisis de la evolución temporal de la estructura de cualquier comunidad es estudiar los cambios experimentados por la misma en cuanto a su composición cualitativa por especies y la abundancia de éstas. La cuantificación de estas variables establece una base imprescindible para proseguir su estudio a un nivel de integración superior. Es evidente que las relaciones interespecíficas existentes en el seno de la comunidad guardan una vinculación directa con la identidad de las especies integrantes y su abundancia relativa. De acuerdo con esto, en el presente estudio comenzamos por describir las comunidades de Passeriformes en términos de composición y abundancia, tema al que se dedica este capítulo, para iniciar a continuación su análisis estructural.

Algunos autores han descrito en términos cuantitativos la evolución anual de la composición de algunas comunidades de aves, principalmente en latitudes templadas europeas y norteamericanas (BLONDEL 1969 a, 1969 c, FROCHOT 1971 a, 1971 b, ANDERSON 1972, EYBERT 1973, HOLMES y STURGES 1973, 1975), aunque una breve inspección de la bibliografía nos muestra que son desproporcionadamente más abundantes los trabajos centrados en la descripción de las denominadas "comunidades nidificantes" y que tratan sólo la composición durante la época reproductiva. Este desnivel es muy marcado y ha venido en cierta medida condicionado por problemas de índole metodológica como más tarde veremos. El resultado ha sido que nuestro conocimiento actual acerca de la composición de las comunidades de aves en una gran variedad de hábitats es aceptable para los períodos reproductivos, pero prácticamente nulo a nivel anual.

Tal vez expresando un sentimiento real, pero quizás también a modo de forzada justificación, los distintos autores que han analizado las "comunidades nidificantes" indican, siguiendo a LACK (1954, 1966), que el período re-

productivo es la fase del ciclo anual en la cual se efectúa mayoritariamente el control de las poblaciones, al menos en latitudes templadas, siendo por ello de mayor transcendencia su estudio. No obstante, este dudoso argumento ha perdido recientemente mucha de su posible validez (FRETWELL 1972, SLAGSVOLD 1975) y las poblaciones de ciertas especies parecen ser reguladas durante períodos distintos al de nidificación. En cualquier caso, estudiar sólo un breve fragmento dentro del ciclo anual de cualquier comunidad de aves, cualquiera que éste sea, no proporciona más que una visión desvirtuada de lo que la comunidad es en sí misma. Esto se acentúa si dichas comunidades están sometidas a una fuerte estacionalidad, pero puede considerarse igualmente válido incluso en ambientes apenas fluctuantes como las zonas tropicales (cf. FOGDEN 1972).

El estudio de pequeños fragmentos del ciclo anual ha traído como consecuencia indirecta una cierta degradación inconsciente del concepto de "comunidad", el cual ha quedado relegado muchas veces a una descripción instantánea, en términos fundamentalmente estáticos y desprovista de cualquier vinculación con las situaciones previas y subsiguientes con las que ha de guardar una inevitable relación de continuidad. Creemos que en su descripción la comunidad debe tratarse como un proceso dinámico y dependiente del tiempo. En latitudes medias existen muchas especies que muestran amplios desplazamientos migratorios y prácticamente cualquier hábitat está sometido a reemplazamientos temporales en las especies de aves que lo habitan. La continuidad de los procesos temporales hace arriesgado extraer de una secuencia estacional un estado concreto para examinarlo fuera de su contexto. Esto ha sido tácitamente reconocido por distintos autores que en los últimos años y salvadas ciertas dificultades de método, han emprendido el estudio de estados "no nidificantes" dentro del ciclo anual de las comunidades, describiendo su composición y, en algunos casos, analizando relaciones internas de orden estructural (EMLEN 1972, 1974, NILSSON 1974, WEST y DEWOLFE 1974, ULFSTRAND 1976, ALERSTAM et al. 1974, HOLMES y STURGES 1973, 1975, entre otros).

En el presente capítulo, tras algunas consideraciones acerca del método de censo empleado, se describen las dos comunidades de Passeriformes estudiadas (parcelas A y B) sobre una base anual, mostrando el curso estacional seguido por la composición de las mismas y la abundancia relativa de las distintas especies integrantes durante el período Marzo 1975-Marzo 1976. El ciclo anual ha sido subdividido equitativamente en meses-calendario y no se ha prestado una atención especial a ningún período concreto (p. ej. nidificación). Tras la exposición de los resultados meramente descriptivos, siguen algunos apartados que tratan de aspectos relacionados con aquellos de modo inmediato (diversidad, abundancias relativas, composición trófica, etc.).

Censos de aves: consideraciones metodológicas

La influencia, apuntada arriba, que el progreso de los métodos de censo de aves ha tenido sobre el desarrollo en el conocimiento de estas comunidades, es a nuestro juicio suficiente justificación para las consideraciones puramente metodológicas que siguen. La bibliografía sobre el tema es muy extensa y su revisión exhaustiva nos obligaría a prolongar innecesariamente esta exposición, por lo que nos limitaremos a considerar sólo las contribuciones más decisivas, BLONDEL (1969 b) aporta una revisión completa del tema hasta aquellas fechas y BERTHOLD (1976) analiza en detalle los aspectos más críticos de los distintos métodos.

En líneas generales y sin considerar los basados en capturas-recapturas (SEIERSTAD et al. 1969, 1970), los métodos de censo de aves terrestres no coloniales pueden clasificarse en tres grandes categorías, en función de las dimensiones físicas sobre las que se realicen las observaciones. Los métodos "superficiales" sitúan los individuos observados sobre un mapa de la zona de estudio, que se recorre exhaustiva y repetidamente, mientras que los "lineales" se basan en un recorrido lineal o transecto que atraviesa el área estudiada. Los métodos "puntuales" consisten en repetir de modo standard una serie de muestreos en distintos puntos de la zona de estudio. Cada una de estas categorías puede ser subdividida a su vez en métodos absolutos o relativos, según proporcionen densidades reales referidas a unidad de superficie o densidades referidas a otra unidad cualquiera (tiempo, longitud).

Al primero de los tres grupos pertenecen las diversas modalidades del método de los cuadrados o "mapping method" (POUGH 1950, ENEMAR 1959, BLONDEL 1965, MYSTERUD 1968), el más clásico de los métodos y ciertamente el empleado con mayor profusión. Consiste esencialmente en situar los machos territoriales sobre un mapa durante la época reproductiva, repitiendo las visitas al área de estudio durante todo el período de nidificación. Los acúmulos de puntos en el mapa son interpretados como territorios y asimilados a una pareja, obteniéndose de modo inmediato las densidades absolutas de las distintas especies en parejas reproductoras por unidad de superficie. Aunque el método implica un cierto grado de subjetividad en la determinación de los territorios (BEST 1975), es considerado el más exacto durante la época reproductiva (BLONDEL 1969 b). No obstante, su empleo está restringido a dicho período, en el cual la mayoría de las especies muestran conducta territorial, no siendo aplicable durante el resto del ciclo anual.

La mayor variedad de métodos se registra entre los "lineales". Todos ellos se basan en recorrer un itinerario lineal fijo anotando las aves vistas u oídas, refiriendo luego los resultados a unidades de longitud o tiempo (FERRY y FROCHOT 1958, FERRY 1960, ENEMAR y SJOSTRAND 1967, 1970), en cuyo caso sólo proporcionan densidades relativas, o bien transformando por

diversos procedimientos las observaciones para referirlas a unidades de superficie y obtener así densidades absolutas (YAPP 1956, EMLEN 1971, SEN et al. 1974, ROBINETTE et al. 1974, JARVINEN y VAISANEN 1975). La primera modalidad (relativa) se ha empleado cuando sólo se trataba de averiguar la composición específica porcentual de las comunidades (YAPP 1962) o bien en combinación con el método de los cuadrados (FERRY y FROCHOT 1970, ENEMAR y SJOSTRAND 1970, FROCHOT 1971 a).

La última de las categorías señaladas arriba, los métodos "puntuales", se caracteriza porque los registros se efectúan a lo largo de períodos de tiempo de duración fija desde puntos situados en la zona de estudio (YAPP 1962, BLONDEL et al. 1970). Ello proporciona densidades relativas que sólo pueden transformarse si el método se usa en combinación con otro absoluto.

En una secuencia cronológica, el método de los cuadrados fué el primero en ser utilizado con cierta profusión y ha predominado sobre cualquier otro a partir de la década de los cuarenta (STEWART y ALDRICH 1949, ODUM 1950, JOHNSTON y ODUM 1956, HAGAR 1960, BLONDEL 1965), siendo su mayor exactitud la característica que le ha hecho tan popular. Como ya apuntábamos en la introducción, este predominio casi exclusivo está relacionado con la restricción de los estudios al período de nidificación, única época válida para la aplicación del método. Los métodos lineales relativos fueron utilizados casi simultáneamente para cubrir el resto del ciclo anual, pero por lo general lo fueron previamente en combinación con el método de los cuadrados, lo cual permitiría obtener densidades absolutas mediante factores de conversión apropiados (BOND 1957, FERRY 1960, YAPP 1962, BLONDEL 1969 a, FROCHOT 1971 a). Sólo en los años más recientes se ha mostrado un interés general por poner a punto métodos lineales absolutos, perfeccionando procedimientos ya existentes y confrontando sus resultados con los obtenidos mediante otros métodos a fin de verificar su exactitud (EMLEN 1971, ROBINETTE et al. 1974, NILSSON 1974, ANDERSON et al. 1976, JARVINEN 1976).

La ventaja principal de estos métodos con respecto al de los cuadrados y los lineales relativos es la de proporcionar por sí mismos densidades absolutas en cualquier época del año sin necesidad de utilizarlos en combinación con otros métodos. Su inconveniente más destacable reside, sin embargo, en su menor exactitud, variando ésta de unas modalidades a otras (ROBINETTE et al. 1974). El método de EMLEN (1971), representativo de este grupo y que ha sido el utilizado en nuestro estudio, es una simple modificación del que describiera bastantes años antes KELKER (1945) y parece ser el de mayor exactitud dentro de su modalidad (ROBINETTE et al. 1974).

Expuesto brevemente, la base del método consiste en la obtención para cada especie de un coeficiente de detectabilidad (CD), el cual representa la pro-

porción de la población en la zona censada que es detectada por el observador al recorrer el itinerario. Estos coeficientes se obtienen a partir de la distribución de frecuencias de las observaciones en función de su distancia perpendicular al itinerario. Se supone que en la franja inmediata al mismo ("franja basal", FB) se detectan todos los individuos allí presentes y por extrapolación simple se obtiene el número total de individuos esperado en la banda total censada de amplitud d . CD se obtiene dividiendo el número total de individuos registrados entre el total esperado según la anterior extrapolación. Para cada amplitud de banda de censo (d) existe un CD que designamos por CD (d). La densidad de la especie i (D_i) en la totalidad del área censada (S) viene expresada por

$$D_i = \frac{N_i \cdot S}{CD_i(d) \cdot L \cdot 2d}$$

donde N_i = número total de individuos detectados en el itinerario y L = longitud del recorrido (690 metros en A y 710 m. en B).

Por reflejar las condiciones de detectabilidad de una especie concreta, CD varía según la especie, el hábitat estudiado y, presumiblemente, la época del año (EMLEN 1971). En nuestro caso, hemos calculado los CD para las especies implicadas en los censos sin considerar diferencias estacionales en los mismos, ya que éstas no aparecían de forma clara muchas veces y las observadas podían atribuirse al pequeño tamaño de algunas de las muestras mensuales de ciertas especies. De acuerdo con esto, se obtuvo para cada especie un único CD anual mezclando los datos de todos los meses y creemos que éste refleja adecuadamente las condiciones medias anuales de detectabilidad. El efecto de esto en los resultados ha de ser mínimo, ya que sólo unas pocas especies permanecen en el área de estudio a lo largo de todo el ciclo anual (ver después). En la Tabla 7 se presentan los valores de CD obtenidos junto con los del tamaño de la franja basal, amplitud de la banda censada y tamaño de la muestra, para las dos parcelas estudiadas.

En el caso de algunas especies de muy baja densidad y/o breve permanencia en las zonas de estudio, el tamaño de la muestra no fué suficiente para calcular su CD; en estos casos, dos métodos indirectos fueron empleados para obtener una estimación de sus densidades, basados en la familiaridad adquirida con la distribución y número de las parejas nidificantes en las parcelas (especies de baja densidad durante la época primaveral) o bien la adopción arbitraria de CD de especies afines para el cálculo de densidades (especies de baja densidad, resto del año). Las especies implicadas se indican en las Tablas 8 y 9. En cualquier caso, las inexactitudes que pudieran derivarse deben ser poco apreciables, ya que fueron usados los anteriores métodos precisamente con

aquellas especies de menor abundancia y por tanto menor significación dentro del conjunto.

TABLA 7 — Características de detectabilidad de las especies registradas en los censos. Los símbolos se hallan descritos en el texto. Aquellas especies registradas en los censos en número insuficiente no se hallan recogidas aquí (véase Tablas 8 y 9).

	PARCELA A				PARCELA B			
	N ₁	d	FB	CD(d)	N ₁	d	FB	CD(d)
<i>G. theklae</i>	16	50	30	0,640	22	80	40	0,647
<i>L. arborea</i>	50	100	15	0,392	38	100	30	0,570
<i>L. senator</i>	14	50	5	0,280	32	80	20	0,500
<i>T. viscivorus</i> ...	23	80	20	0,479				
<i>T. merula</i>	113	80	30	0,756	71	80	30	0,719
<i>E. rubecula</i>	81	80	30	0,596	67	80	20	0,540
<i>P. collybita</i>	53	60	20	0,393	20	60	20	0,556
<i>P. trochilus</i>	13	40	20	0,650				
<i>R. ignicapillus</i> .	13	30	20	0,788	15	30	20	0,714
<i>F. hypoleuca</i>	14	100	20	0,437	29	100	30	0,622
<i>S. atricapilla</i> ..	8	30	5	0,444				
<i>S. borin</i>	11	30	5	0,367				
<i>A. caudatus</i>					25	40	15	0,586
<i>C. brachydactyla</i> .	78	60	10	0,361	42	70	20	0,414
<i>S. europaea</i>	119	80	20	0,465	98	80	30	0,668
<i>P. caeruleus</i>	363	60	10	0,352	197	60	10	0,410
<i>P. cristatus</i>	58	40	20	0,592	29	50	20	0,611
<i>P. major</i>	66	50	10	0,471	21	50	20	0,560
<i>G. glandarius</i> ...	9	100	100	1,000	3	100	100	1,000
<i>C. cyanus</i>	7	100	100	1,000				
<i>S. unicolor</i>					17	100	60	0,850
<i>F. coelebs</i>	292	80	20	0,474	194	80	30	0,547
<i>S. serinus</i>	25	70	20	0,397	26	70	20	0,464
<i>C. carduelis</i>	26	50	20	0,571	10	50	10	0,400

Puede observarse en la Tabla 7 que dentro de cada parcela, las diversas especies se diferencian en cuanto a la amplitud de su "franja basal" (franja en cuyo interior todos los individuos presentes son detectados) y a la anchura de la banda censada (distancia dentro de la cual se producen la mayor parte de las detecciones). El valor de CD es en última instancia función de las dos magnitudes anteriores y de la forma de la distribución de frecuencias de las distancias al itinerario de los individuos detectados. Exceptuando a las dos especies de Córvidos (*C. cyanus*, *C. glandarius*), la amplitud de la franja basal oscila entre 10 y 30 metros en ambas parcelas, existiendo una cierta uniformidad dentro del conjunto de las especies estudiadas. Se aprecian sin embargo diferencias significativas ($t = 2,25$, $p < 0,05$, g.l. = 36) entre ambas parcelas en cuanto a la amplitud media de sus franjas basales, mostrando en promedio la parcela B una mayor amplitud (parcela A: $\bar{x} = 17,5 \pm 1,7$, $n = 20$; parcela B: $\bar{x} = 24,7 \pm 2,6$, $n = 18$). Esto concuerda bien con la diferencia existente entre ambas parcelas en cuanto a la estructura de la vegetación, mucho más abierta en B, con menor densidad de árboles y ausencia de todo tipo de matorral y estrato arbustivo, todo lo cual favorece la detección de las aves a mayores distancias del itinerario. La mayor detectabilidad en la parcela B puede también apreciarse comparando los valores de CD en ambas parcelas; de modo consistente, dichos valores son superiores en la parcela B. No obstante, debemos señalar que los CD de distintas especies no son estrictamente comparables a menos que los restantes parámetros (FB, d) sean iguales.

La simple inspección de la Tabla 7 nos revela que, como cabría esperar, los distintos parámetros relacionados con la detectabilidad (FB, d, CD) están estrechamente vinculados con el modo de vida y las características generales de las especies a que se refieren. Las especies que habitan el suelo de modo prioritario (*Alaudidae*, *Turdus spp.*, *Fringillidae*) muestran altos valores de d, mientras que las restringidas a las copas de los árboles (*Paridae*, *Sylvia spp.*, *Phylloscopus spp.*) presentan valores muy inferiores. Similares consideraciones serían aplicables para los valores de la franja basal (FB). La frecuencia de actividad sonora, su intensidad, el modo más frecuente de búsqueda de alimento y el tamaño de las distintas especies serían también factores a tener en cuenta a la hora de analizar la magnitud de los parámetros de detectabilidad expresados en la Tabla 7. No obstante, no entraremos aquí en un análisis pormenorizado de dichas consideraciones.

Queremos señalar por último algunos aspectos críticos relacionados con la valoración de nuestros resultados. Como ya señalábamos al comienzo del presente apartado, el método de censo empleado, aunque quizás el más perfecto dentro de su modalidad, es de menor exactitud que otros absolutos (p. ej. el de los cuadrados), por lo que los resultados obtenidos a través de él deben ser tenidos como estimaciones y no como cifras exactas. Por otro lado, la deter-

minación de densidades “mensuales” mediante la combinación de todos los censos efectuados dentro de un mismo mes presupone que dentro del mismo dichos valores se mantienen invariables. Ello es esencialmente correcto sólo durante el período de nidificación, no siéndolo a lo largo del resto del año, durante el cual las poblaciones de muchas especies están sometidas a desplazamientos geográficos de variable alcance que hacen fluctuar ampliamente sus densidades locales, o bien sólo visitan esporádicamente las áreas de estudio (p. ej. bandos de Fringílidos durante el invierno). Ello produce apreciables cambios de abundancia dentro de un mismo mes, especialmente durante el período comprendido entre agosto y enero, en el cual se producen la migración otoñal y la llegada de los contingentes de especies invernantes. De acuerdo con esto, nuestras densidades “mensuales” reflejan las condiciones medias dentro de cada mes y ello no implica que dichas densidades se mantengan constantes a lo largo de todo el período mensual considerado. Otro aspecto importante es el hecho de abarcar el período de estudio sólo un año, refiriéndose por tanto los resultados sólo a las circunstancias concretas existentes durante dicho período, las cuales cabe esperar se desvíen en algún modo de las condiciones medias resultantes de combinar una serie de años sucesivos. Nuestros resultados no deben por tanto ser extrapolados más allá de sus límites temporales efectivos.

Estudio cualitativo: composición

1. *Composición anual de las comunidades*

En las Tablas 8 y 9 se presentan las densidades obtenidas para las distintas especies en las dos parcelas estudiadas a lo largo de los sucesivos períodos mensuales. En el presente apartado y en los siguientes procederemos al análisis de dichos datos brutos, desde un punto de vista cualitativo primero, pasando después a considerar aspectos relacionados con la evolución estacional de la comunidad en términos cuantitativos. Hemos de destacar aquí que lo que sigue constituye la primera descripción cuantificada de una comunidad de Passeriformes en un encinar de la Península Ibérica o de cualquier otra zona mediterránea europea, lo cual puede servir para justificar ciertas consideraciones puramente descriptivas que siguen a continuación.

De las 34 especies de Passeriformes registradas a lo largo del período de estudio en las dos parcelas, 30 son comunes a ambas. Las cuatro restantes (*S. borin*, *H. daurica*, exclusivas de A y *D. urbica*, *E. cia*, exclusivas de B), muestran bajas densidades y/o corta permanencia en las zonas de estudio. Ambas comunidades pueden por tanto considerarse cualitativamente similares a efectos prácticos. En cuanto a la identidad taxonómica de las especies integrantes, las comunidades estudiadas pueden ser tal vez asimiladas a las que habitan los

TABLA 8 — Densidades mensuales de las diversas especies de Passeriformes (expresadas en individuos/10 Ha.) en la parcela A. Las densidades de las especies marcadas con un asterisco fueron estimadas por métodos indirectos distintos al de Emlen (ver texto). La última columna de la tabla recoge los valores medios para marzo y abril, 1976.

E s p e c i e	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02	03-04.
<i>G. theklae</i>		1,3	2,2	+	2,2	0,3	0,3	+	+	+			0,3
<i>L. arborea</i>	0,7	1,1	+	1,2	3,0	0,2	1,8	+	0,9	1,2	0,4		4,1
<i>H. rustica</i> *						+	+						
<i>H. daurica</i> *			+	+	+	+							+
<i>L. senator</i>			+	1,7	3,1								
<i>T. viscivorus</i> *	0,2	1,9	1,9	0,6					0,5		+	+	2,7
<i>T. merula</i>	2,2	4,0	3,8	3,3	2,2	0,4	1,0	0,2	1,5	0,4	0,5	1,5	2,7
<i>E. rubecula</i>	1,5						+	10,0	2,2	1,2	4,8	2,2	+
<i>P. phoenicurus</i> *			1,8	1,8		0,4	+						+
<i>P. collybita</i>	3,0						1,3	4,5	10,6	6,1	3,0	1,5	+
<i>P. trochilus</i>						3,1	1,6	+					
<i>P. bonelli</i> *						1,0							
<i>R. ignicapillus</i>	0,8							1,5	1,5	2,0	0,6	0,8	
<i>H. striata</i> *			1,8	1,8	0,9	+							
<i>F. hypoleuca</i>		+				+	3,3	+					
<i>S. atricapilla</i>	4,7	1,1											
<i>S. hortensis</i> *			+	1,8	+								
<i>S. borin</i>		7,8											4,6
<i>S. melanocephala</i>	+						+						
<i>S. cantillans</i> *						+	0,9						
<i>A. caudatus</i> *	+	+			+	+		+	+	+	+	1,0	+
<i>C. brachydactyla</i>	2,9	6,6	4,1	8,8	4,9	2,1	4,2	0,6	2,5	1,1	1,3	0,8	2,4
<i>S. europaea</i>	1,9	3,8	3,8	3,8	4,2	2,2	3,0	3,5	1,4	2,6	2,3	3,4	2,7
<i>P. caeruleus</i>	30,0	19,6	11,0	10,2	9,6	5,1	16,9	15,2	14,4	11,9	19,6	15,2	16,0
<i>P. cristatus</i>	0,8	1,2	1,5	8,5	3,5	1,2	3,5	2,5	0,8	1,5	2,4	2,3	1,3
<i>P. major</i>	4,5	7,3	1,5	+	3,5	2,3	1,7	4,0	1,5	2,5	0,6	0,8	2,6
<i>G. glandarius</i>	0,6	0,1	+		0,1							+	
<i>C. cyanus</i>			+	0,7	0,1								
<i>S. unicolor</i> *		+	0,3	0,3									
<i>F. coelebs</i>	13,0	18,1	20,7	10,7	3,1	0,5	+	1,3	3,7	0,9	1,9	4,2	14,5
<i>S. serinus</i>	0,3	3,1	2,6	0,9									4,4
<i>C. carduelis</i>	+	1,5	3,8	4,1									
Nº de censos efectuados..	8	5	4	6	6	8	7	6	4	6	5	4	7
Densidad total (indiv./10 Ha.)	67,1	78,5	69,8	60,3	42,4	18,8	39,5	47,3	43,5	31,4	37,4	33,7	58,3
Biomasa total (grs./10 Ha)	1.211	1.775	1.537	1.254	941	274	553	580	690	401	490	561	1.417

bosques de robles centroeuropeos (quizás el hábitat más similar, aunque lejanamente, dentro del continente europeo), si bien existen importantes diferencias. La gran mayoría de la información publicada hasta la fecha sobre composición de comunidades de Passeriformes en robledales europeos se limita a la época de nidificación, por lo que no nos ha sido posible establecer comparaciones detalladas entre aquellas y las estudiadas por nosotros. Una excepción la constituyen los resultados de FROCHOT (1971 b) y en las comparaciones que siguen nos referiremos principalmente a las comunidades estudiadas por dicho autor.

Con objeto de confrontar, a título de ejemplo, la lista total de especies registradas por nosotros a lo largo de un ciclo anual con las aportadas por FROCHOT (1971 b) para dos robledales de *Quercus pedunculata* en el Jura francés a lo largo de cinco años, fué medida la similitud cualitativa mediante el cociente de Czechanovsky (MARGALEF 1974),

$$S_{ij} = \frac{2 n_{ij}}{n_i + n_j}$$

donde n_{ij} = número de especies comunes a las dos listas comparadas (i, j) y n_i, n_j = número total de especies en las listas i y j , respectivamente. Los valores obtenidos fueron 0,38 y 0,53, lo cual nos indica que entre 35 y 55 % de las especies son comunes a ambos hábitats. Aunque la componente interanual de la diversidad parece ser baja generalmente (JARVINEN y VAISANEN 1976), los valores de similitud anteriores se elevarían probablemente algo más si nuestra lista incluyese datos de varios ciclos anuales. La similitud de nuestra lista anual con la obtenida por BLONDEL (1969 c) para una garriga del sur de Francia es mucho menor, solamente de 0,27.

A pesar de la relativa similaridad antes expuesta, la composición taxonómica de las comunidades estudiadas difiere en algunos aspectos importantes de la mostrada por los robledales centro-europeos y británicos (cf. listas de especies en FROCHOT 1971 b, para todo el ciclo anual, y YAPP 1962, JONES 1972, 1975, WILLIAMSON 1974, LE LOUARN 1974, para parte del ciclo). A nivel de ciclo anual completo, la presencia de elementos de significación mediterránea como Aláudidos, varias especies de *Sylvia* (*hortensis*, *melanocephala*, *cantillans*), *H. daurica*, *C. cyanus* y el reemplazamiento de *S. vulgaris* por *S. unicolor*, junto con la ausencia de cuatro especies de Fringílidos, varios *Turdus spp.* y algunos pequeños insectívoros, constituyen los rasgos principales que caracterizan a nuestras comunidades de encinar frente a las de robledales analizadas por FROCHOT (1971 b). En líneas generales y de modo esquemático, puede afirmarse que la comunidad de Passeriformes de nuestras dos parcelas está constituida por un núcleo de especies comunes a los robledales, de amplia distribución geográfica en el continente europeo (*Parus spp.*, *Sitta*, *Certhia*, *Turdus spp.*, *F. coelebs*), al cual se le suman elementos de dis-

TABLA 9.— Densidades mensuales de las diversas especies de Passeriformes (expresadas en individuos/10 Ha.) en la parcela B. Las densidades de las especies marcadas con un asterisco fueron estimadas por métodos indirectos distintos al de Emlen (ver texto).

Especie	04	05	06	08	09	10	11	12	01	02	03
<i>G. theklae</i>		0,7	1,4	0,7	0,5	0,3		+	0,8	+	1,1
<i>L. arborea</i>	2,5	1,6	2,3	0,6	0,2	1,3	+		0,3	0,0	1,0
<i>H. rustica</i> *		+	1,0	1,0	+	+					
<i>D. urbica</i> *				+							
<i>L. senator</i>	3,2	1,8	2,7	3,0							
<i>T. viscivorus</i> *						+	+	+	+	+	+
<i>T. merula</i>	3,5	4,3	2,9	1,7	0,8	0,6	+	0,8	0,7	0,3	1,4
<i>E. rubecula</i>					+	5,4	5,5	2,2	5,0	2,9	1,1
<i>P. phoenicurus</i> * ..			+								
<i>P. collybita</i>						+	2,5	3,9	+	0,5	0,4
<i>P. trochilus</i> * ...					3,7						
<i>P. bonelli</i> *					0,4						
<i>R. ignicapillus</i> ..						+	2,8	4,4	1,3	+	
<i>M. striata</i> *		+	+	+	0,5						
<i>F. hypoleuca</i>		+			5,6						
<i>S. atricapilla</i> * ..											+
<i>S. hortensis</i> * ...				+							
<i>S. Melanocephala</i> *					+	+					
<i>S. cantillans</i> * ..				0,5	1,5						
<i>A. caudatus</i>	4,9	+	+		2,5	4,6	+		1,0	1,5	1,0
<i>C. brachydactyla</i> .	3,0	1,2	5,8	0,8	2,1	3,7	+	0,4	1,0	1,2	0,8
<i>S. europaea</i>	2,4	1,3	2,4	3,8	2,0	2,3	2,4	1,8	1,3	1,3	2,9
<i>P. caeruleus</i>	11,0	9,4	4,6	2,9	6,8	10,2	12,1	18,9	16,8	13,1	4,8
<i>P. cristatus</i>	0,5	+	0,8	1,9	1,2	0,6	1,9	2,0	1,9	1,2	0,4
<i>P. major</i>	1,0	1,3	+		0,9	0,6	1,7	2,1	+	0,6	1,7
<i>G. glandarius</i>		+	+	0,1	+	+	+		0,4	+	
<i>C. cyanus</i> *					0,4						
<i>S. unicolor</i>	0,3	0,4	0,3		0,3	1,1	0,4			0,2	
<i>F. coelebs</i>	10,5	11,4	11,7	2,2	0,3	+	3,0	2,7	3,3	5,7	10,1
<i>S. serinus</i>	3,5	0,5	2,6							+	3,7
<i>C. carduelis</i>	3,6	+	2,4							0,9	
<i>E. cia</i>											+
Nº de censos efectuados	5	4	6	6	6	4	6	6	5	4	6
Densidad total (individuos/10 Ha.) .	49,9	33,9	41,1	19,2	29,7	50,7	32,3	39,2	34,8	30,0	30,4
Biomasa total (grs./10 Ha.)	1.068	970	987	510	506	524	465	508	564	466	653

tribución típicamente mediterránea (*Sylvia* spp., *S. unicolor*, *C. cyanus*), a la vez que desaparecen algunas especies de los robledales cuya área geográfica no abarca la región mediterránea (*T. pilaris*, *P. palustris*, *P. sibilatrix*, etc.) o simplemente no ocupan aquí el hábitat estudiado (p. ej. *T. philomelos*).

La presencia de *Parus cristatus* como especie integrante de la comunidad es un hallazgo interesante. En su estudio sobre la selección de hábitat por los Páridos europeos, SNOW (1954) considera a la especie como un caracterizado habitante de bosques de coníferas, aunque señala que excepcionalmente puede presentarse en alcornocales del sur de España. LACK (1971) y CAMPBELL (1974) insisten en la fidelidad de esta especie como habitantes de coníferas. La presencia de *P. cristatus* en nuestra área de estudio es resultado de la amplia distribución de la misma en los encinares del extremo occidental de Sierra Morena (observaciones inéditas), donde coexiste ampliamente con *P. caeruleus* y *P. major*. En el resto de Andalucía, *P. cristatus* se halla restringido a bosques extensos de pinos (*Pinus pinea*, *P. pinaster*), correspondiendo así con el hábitat generalmente ocupado en el resto de su área europea. La extendida presencia de *P. cristatus* en los encinares de Sierra Morena occidental, con la consiguiente utilización de un hábitat aparentemente marginal (SNOW 1954) y la coexistencia con especies de las que habitualmente se halla segregado por elección diferencial de hábitat (LACK 1971), plantea interesantes cuestiones sobre las que más adelante volveremos, centradas sobre todo en las posibles relaciones entre selección de hábitat y morfología (SNOW 1954, cf. PARTRIDGE 1974, 1976) y en las relaciones interespecíficas en la subdivisión del hábitat.

2. Evolución anual de la comunidad en términos cualitativos

La composición cualitativa de las comunidades estudiadas sufre apreciables alteraciones de un mes a otro, existiendo una elevada tasa de reemplazamientos específicos a lo largo del ciclo anual (Tablas 8 y 9). La distribución de frecuencias del número de especies en función de la duración de su estancia en el área de estudio (Figura 16) ofrece un claro aspecto bimodal en las dos parcelas, predominando proporcionalmente las especies cuya presencia dura 11-12 meses (ciclo anual completo) o bien sólo 1-4 meses, siendo relativamente escasas aquéllas cuya permanencia es de duración intermedia. Estos datos ilustran numéricamente una conclusión que se deduce fácilmente de las Tablas 8 y 9: las comunidades estudiadas se componen cualitativamente de un núcleo básico de especies "constantes" sobre el cual discurren temporalmente las demás, entre las cuales predominan aquellas cuya permanencia es inferior a un tercio del ciclo anual. Ello produce un marcado reemplazamiento cualitativo intermensual del cual es responsable el cúmulo de especies de presencia transitoria.

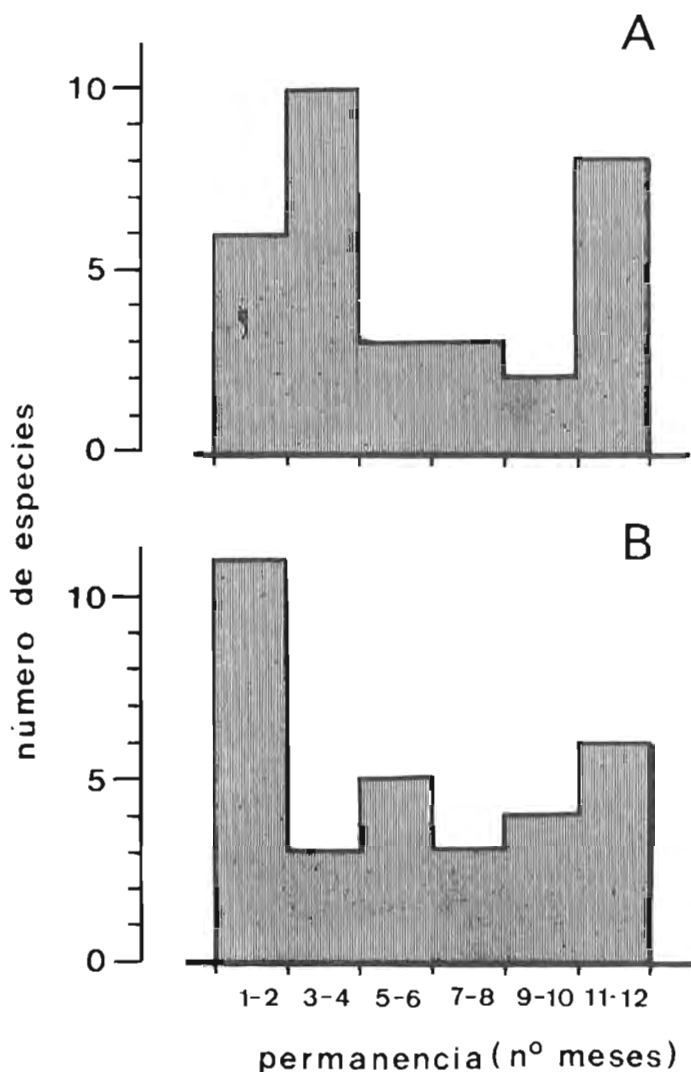


Figura 16.— Distribución de frecuencias de las duraciones de permanencia (número de meses en los cuales se registra su presencia) de las especies de Passeriformes que componen las dos comunidades estudiadas (A y B). Ambos histogramas no son estrictamente comparables, ya que la máxima presencia en B son 11 meses, debido a la ausencia de datos para Julio (ver Mat y Métodos). No obstante, presentan una apariencia similar a pesar de ello.

a) Especies "constantes" y "temporales".

De las 34 especies implicadas en nuestro estudio, sólo diez (29,4 %) están presentes durante nueve o más meses del ciclo anual y son las que denominamos especies constantes o permanentes; éstas son exactamente las mismas en las dos parcelas estudiadas. Dos Aláudidos (*L. arborea*, *G. theklae*), un Fringílido (*F. coelebs*), el Mirlo (*T. merula*), tres especies de *Parus* (*major*, *cristatus*, *caeruleus*), Agateador (*C. brachydactyla*), Mito (*Aegithalos caudatus*) y Trepador (*S. europaea*) constituyen los elementos taxonómicos que configuran la base cualitativa de las comunidades estudiadas. Todas ellas son especies predominantemente sedentarias en el área estudiada, que realizan a lo sumo desplazamientos de escasos kilómetros.

A excepción de *A. caudatus* y *F. coelebs*, todas las especies anteriores fueron marcadas con anillas normales y de colores en las dos parcelas durante la primavera y verano de 1975, lo cual permitió comprobar su estancia prolongada en los lugares de marcaje. En el caso de *C. brachydactyla*, *P. caeruleus* y *S. europaea*, especies marcadas en mayor cantidad, muchos individuos permanecieron durante todo un año dentro de unos pocos cientos de metros del lugar de marcaje. Aunque la gran mayoría de los individuos marcados durante el verano son observados o recapturados repetidamente durante los meses siguientes en las proximidades del lugar de marcaje, algunos individuos de las especies anteriores llevan a cabo muy probablemente desplazamientos de mayor longitud, en particular durante los meses estivales. Un *T. merula* juv. (H-32085) marcado en B el 07.08.75 es controlado el 29.08.75 a 1 Km. al SW.

Podemos por el momento decir, a modo de resumen de los párrafos anteriores, que las especies de permanencia constante, con la excepción de *A. caudatus* y *F. coelebs* para las que no existen datos y la reserva de posibles desplazamientos estivales de algunas de ellas, parecen mantener en las áreas de estudio poblaciones sedentarias cuya composición individual no sufre cambios sustanciales a lo largo del ciclo anual.

Si hemos de buscar alguna característica común a todas las especies constantes, quizás la más llamativa de todas sea que, salvo un par de excepciones parciales, todas ellas muestran una amplia distribución geográfica en el continente europeo que abarca ininterrumpidamente desde las regiones mediterráneas hasta Escandinavia (cf. VOOUS 1960). Las excepciones se refieren a *G. theklae*, que reemplaza en el hábitat estudiado a *G. cristata*, especie de más amplia distribución, y *C. brachydactyla*, cuya distribución sólo alcanza hasta Europa central. Se trata pues de especies cuya amplia distribución geográfica, junto con su extendido sedentarismo, sugieren la posesión de una considerable capacidad de respuesta ante situaciones ambientales muy distintas como las que han de producir la ocupación de regiones geográficas muy dispares y las cambiantes circunstancias que se suceden a lo largo de un ciclo anual en la

titudes templadas.

Refiriéndonos ahora brevemente a las especies de presencia temporal que encontramos en las comunidades estudiadas, éstas pueden ser clasificadas en cuatro grandes grupos: invernantes, migrantes en paso (otoñoal o primaveral), nidificantes y especies de presencia errática o irregular (Tabla 10). Para ganar en claridad, las especies se han agrupado bajo el epígrafe que les era más característico, pero algunas de ellas participan también de las peculiaridades de otros grupos. Esto sucede sobre todo entre las nidificantes de migración transahariana, la mayoría de las cuales se incluyen también entre los migrantes en paso.

Únicamente queremos destacar de la Tabla 10 dos puntos importantes:

Entre las especies temporales predominan marcadamente aquellas cuya presencia se manifiesta únicamente durante los períodos de migración activa (primavera y otoño) y nidificación. Dentro de éstas son mayoría los migrantes transaharianos con área de invernada tropical.

Pocas especies temporales escogen el encinar como lugar de invernada.

Por último, hemos de señalar que a pesar del elevado número de especies temporales, se verá más adelante que su importancia relativa en el total de la comunidad es llamativamente pequeña, predominando numéricamente los individuos pertenecientes a especies constantes.

TABLA 10.— Clasificación de las especies temporales en función de la época de su presentación en el área de estudio. El asterisco señala aquellas especies cuya área de invernada se sitúa exclusivamente en África tropical al sur del desierto del Sahara o/y en Asia meridional (MOREAU 1952).

Invernantes	Presencia - irregular	Nidificantes.	Migrantes en pa-- so.
<i>E. rubecula</i>	<i>G. glandarius.</i>	<i>H. daurica</i> *	<i>P. trochilus</i> *
<i>P. collybita</i>	<i>C. cyanus</i>	<i>H. rustica</i> *	<i>P. bonelli</i> *
<i>R. ignicapillus.</i>	<i>S. unicolor</i>	<i>L. senator</i> *	<i>F. hypoleuca</i> *
	<i>E. cia</i>	<i>P. phoenicurus.</i> *	<i>S. atricapilla</i>
		<i>M. striata</i> *	<i>S. borin</i> *
		<i>S. hortensis</i> *	<i>S. melanocephala</i>
		<i>S. serinus</i>	<i>S. cantillans</i> *
		<i>C. carduelis</i>	<i>D. urbica</i> *

b) Origen e identidad de las especies “constantes”.

El número e identidad de las especies que componen cualquier comunidad es resultado de la actuación conjunta de diversos procesos desarrollados a escala de tiempo geológico y ecológico. A nivel puramente local, la composición actual de una comunidad es el resultado final de un balance entre colonizaciones y extinciones motivadas por factores muy diversos de índole biótica y abiótica (MACARTHUR y WILSON 1967, ROSENZWEIG 1975). Entre los motivos de desaparición de especies se cuentan las alteraciones del hábitat, eliminación competitiva, extinción aleatoria, catástrofes climáticas, etc. Por el contrario, las ampliaciones de área geográfica, la especiación y la colonización por inmigración, contribuyen a la adición de nuevas especies. Todos los factores anteriores actuarán la mayoría de las veces simultáneamente, lo cual dificulta notablemente el análisis histórico de las situaciones que hoy contemplamos. En el caso de las aves, cuyas posibilidades de desplazamiento son grandes, es aún más difícil si cabe analizar las posibles causas que han desembocado en la composición actual de una comunidad concreta, ya que el comportamiento migratorio oscurece muchas veces los resultados. No obstante, intentaremos a continuación aportar alguna información sobre los factores que han contribuido a modelar la lista de especies que hemos encontrado en nuestra zona de estudio.

Como vimos anteriormente, nuestras comunidades se componen, además de especies temporales, de un núcleo básico de especies constantes, numéricamente dominantes, de amplia distribución en el continente europeo y comunes en su mayor parte a los robledales templados centroeuropeos, donde también son además en su mayoría prácticamente sedentarias. En la Tabla 11 se compara la lista de especies constantes (9 meses al menos de permanencia) obtenida por FROCHOT (1971 b) en dos robledales franceses con la obtenida por nosotros en los encinares de estudio. De dicha tabla podemos concluir dos puntos importantes:

— Las especies constantes del encinar que son típicamente forestales (exceptuamos por tanto a *G. theklæ* y *L. arborea*) están todas presentes en la lista francesa, a excepción de *P. cristatus*, cuyo desplazamiento en la selección de hábitat fué señalado anteriormente y hace que sea eliminado de la comparación.

— Faltan en nuestra zona algunas especies de la lista francesa y todas ellas nidifican en enclaves aislados del sur de la Península Ibérica, muestran restricción de hábitat en la zona o son sólo de presencia temporal en nuestro país.

Esto sugiere que la fracción sedentaria de nuestra comunidad procede de la centroeuropea mediante un cierto empobrecimiento en especies, para las cuales nuestra zona geográfica constituye una extensión marginal de su distribu-

ción europea. ¿Cuáles pueden ser las causas de este empobrecimiento cualitativo de la avifauna forestal templada en nuestra zona mediterránea?. Responder a esta pregunta plantea las habituales dificultades, bien conocidas por el zoogeógrafo, de exponer una hipótesis no demostrable más que a base de evidencias indirectas, aunque éstas sean, como en nuestro caso, bien elocuentes.

TABLA 11.— Comparación entre las listas de especies constantes de Passeriformes (9 ó más meses de permanencia) en robledales templados europeos (FROCHOT 1971 b) y en nuestros encinares de estudio. Las tres columnas de la derecha hacen referencia a la Península Ibérica.

Especies constantes, roble dal templado centro-euro-- peo.	Comunes al encinar.	Nidif.- relicta	Presenc. temporal	Restric. habitat.
<i>Parus major</i>	X			
<i>Parus caeruleus</i>	X			
<i>Parus palustris</i>		X		
<i>Aegithalos caudatus</i>	X			
<i>Troglodytes troglodytes</i> ..				X
<i>Turdus philomelos</i>		X	X	X
<i>Turdus merula</i>	X			
<i>Erithacus rubecula</i>		X	X	
<i>Prunella modularis</i>		X	X	
<i>Turdus viscivorus</i> (2)	(X)			
<i>Sturnus vulgaris</i> (1)		X	X	X
<i>Fringilla coelebs</i>	X			
<i>Sitta europaea</i>	X			
<i>Certhia brachydactyla</i>	X			

(1): *S. unicolor*, especie muy similar, ocupa el área mediterránea.

(2): Prácticamente constante en nuestra zona de estudio. Su baja densidad es responsable posiblemente de que los datos de algunos meses no lo registren.

Es un hecho bien conocido, sobre la base de la información palinológica existente, que durante los períodos glaciales cuaternarios la Península Ibérica y el norte de Africa estuvieron cubiertos por un bosque bastante parecido en su composición a los actuales bosques templados caducifolios del centro de Europa, con la adición sin embargo de elementos florísticos que hoy consideramos típicamente mediterráneos (*Q. ilex*, *Q. suber*, *Olea*, *Phillyrea*) (COX et al. 1973, AXELROD 1974, MELENDEZ y FUSTER 1975). Puede suponerse por tanto que la mayoría de la fauna actual de vertebrados asociados con el bosque caducifolio tuvo entonces oportunidad de alcanzar la Península Ibérica y extenderse por ella. La creciente aridez que se inició con el presente interglacial y la progresiva mediterraneización del clima trajeron como consecuencia la desaparición progresiva de los elementos florísticos caducifolios (*Alnus*, *Quercus*, *Corylus*, *Betula*, etc.) del área mediterránea actual y el predominio en ésta de las formas perennifolias y esclerófilas. En su retirada progresiva hacia el norte forzada por los cambios climáticos, el hábitat forestal templado arrastraría consigo a bastantes de sus especies animales asociadas, aunque dejando tras de sí “islas” continentales en enclaves particularmente favorables donde se han conservado especies típicamente centroeuropeas. En la Península Ibérica, cuya acentuada orografía consiste básicamente de sucesivos cordones montañosos separados por terrenos bajos, la formación de estas islas se vería favorecida en estas zonas más elevadas, tanto más cuanto que los sistemas orográficos discurren en sentido Este-Oeste, esto es, perpendiculares a la dirección de retirada de la flora y fauna templada. Algunos vertebrados forestales (cabe imaginar que los menos exigentes en sus requerimientos) fueron capaces sin embargo de subsistir en el bosque mediterráneo, sin verse empujados hacia el norte ni relegados a “islas” favorables.

Lo anterior es especialmente aplicable a organismos con escasa movilidad restringidos durante toda su vida a una pequeña superficie de terreno. En la Figura 17 representamos la distribución actualmente conocida de ocho especies de micromamíferos (Soricidae, Microtinae, Murinae y Gliridae) típicamente centroeuropeas. La imagen obtenida tiende a apoyar claramente las hipótesis anteriores y aunque en la zoogeografía de los mamíferos ibéricos quedan aún bastantes puntos por esclarecer, la Figura 17 revela interesantes aspectos generales. Estos merecerían una discusión detallada pero nos limitaremos a señalar los puntos que nos interesan en el contexto de la presente discusión:

- La distribución de los mamíferos centroeuropeos en Iberia sigue un patrón claramente insular. Las islas están delimitadas por la orografía y/o la intensidad de las precipitaciones anuales.
- La riqueza en especies de las islas es tanto mayor cuanto más al norte se sitúan.

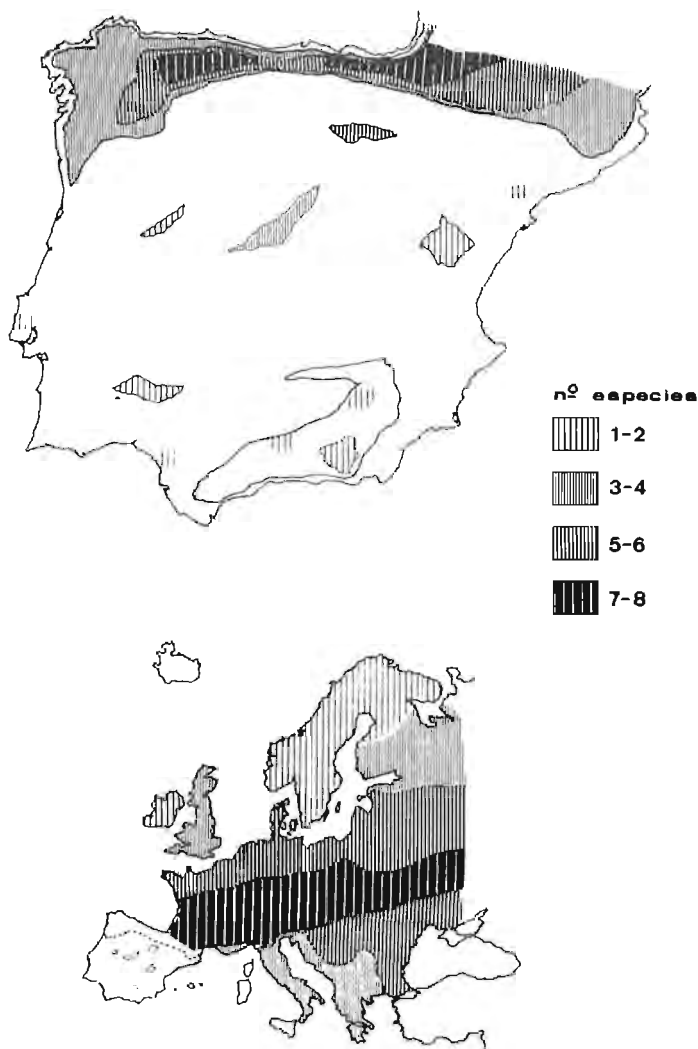


Figura 17.— Distribución en el continente europeo de un grupo de ocho especies de micromamíferos habitantes típicos de la Europa templada, mostrando el marcado carácter insular que adquiere en la Península Ibérica. Puede apreciarse cómo las “islas” coinciden generalmente con zonas montañosas elevadas (delimitadas por líneas continuas). Las especies pertenecen a Soricidae (*Neomys anomalus*, *Crocidura suaveolens*, *Sorex minutus*), Gliridae (*Glis glis*), Murinae (*Micromys minutus*) y Microtinae (*Microtus arvalis*, *M. nivalis*, *Clethrionomys glareolus*). Estas especies fueron escogidas en función del carácter templado de su distribución y la calidad de la información existente acerca de su status en Iberia. Basado en BRINK (1957), NIETHAMMER (1964, 1970), HEIM y BEAUFORT (1969), REY (1971, 1972), NIETHAMMER y WINKING (1971), GARZON et al. (1971), HERRERA (1972), VERICAD y MEYLAN (1973), CASTRÓVIEJO et al. (1974), VESMANIS y KAHMANN (1976), GOSÁLBEZ (1976) y AMORES (inédito).

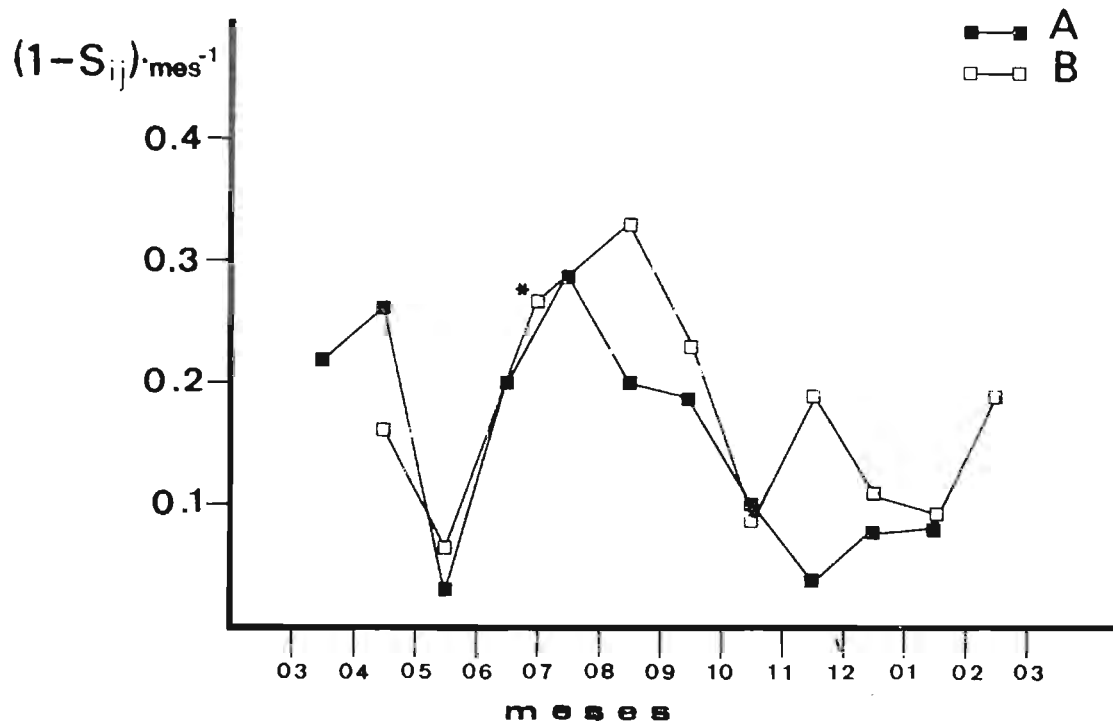


Figura 18.— Evolución anual del grado de reemplazamiento cualitativo de especies entre meses sucesivos ($(1-S_{ij}) \cdot \text{mes}^{-1}$) en las dos comunidades estudiadas. Ver texto para la descripción del parámetro anterior. El punto marcado con un asterisco representa el reemplazamiento bimensual de 06 a 08 en la parcela B debido a la carencia de datos para 07

— Las extensiones entre islas están ocupadas únicamente por unas pocas especies, ampliamente distribuidas en toda Europa (Murinae) o características de latitudes mediterráneas (*S. etruscus*, *P. duodecimcostatus*).

Este tipo de distribución es similar a la mostrada por los mamíferos boreales en la Gran Cuenca del SW de Estados Unidos, donde ocupan exclusivamente “islas” montañosas (BROWN 1971).

Dentro de las aves, las especies sedentarias son los candidatos más probables para cumplir el tipo de distribución anterior, aunque por desgracia los datos de distribución de éstas en nuestro país son mucho más escasos y no es posible hacer un mapa similar al de micromamíferos. Sin embargo, las áreas relictas que muestran algunas especies nos inducen a pensar que su distribución puede seguir las mismas líneas generales observadas en los micromamíferos (Fig. 17). Por otra parte, VUILLEUMIER (1970) y JOHNSON (1975) han demostrado la existencia de patrones insulares de distribución en las aves de dos áreas del continente americano, comparables por sus características a los mostrados por mamíferos (BROWN 1971) e invertebrados (CULVER 1970, VUILLEUMIER 1973).

Numerosas especies de aves típicamente centroeuropeas (*E. rubecula*, *T. philomelos*, *S. atricapilla*, *P. collybita*, etc.) muestran áreas aisladas de reproducción en el sur de España (obs. inéditas y en prensa); otras presentan una clara restricción en los tipos de hábitat elegidos (*T. troglodytes*), mientras que la presencia durante sólo unos meses del ciclo anual es una característica que muestran otras (*E. rubecula*, *P. collybita*, *S. atricapilla*, *T. philomelos*). Por último, las restantes se encuentran ampliamente extendidas por los hábitats forestales mediterráneos, donde son prácticamente sedentarias, habiendo tenido éxito en la explotación de este biotopo (*P. caeruleus*, *P. major*, *Certhia*, etc.). Este grupo, en nuestro paralelismo con los micromamíferos, sería equivalente al constituido por los Murinae (*Mus*, *Apodemus*, *Rattus*). Sin embargo, resulta interesante comprobar que no existen en nuestros encinares especies típicamente forestales centroeuropeas. Otros hábitats mediterráneos (p. ej. matorral) albergan especies típicamente meridionales que no se encuentran en el resto de Europa, como es por ejemplo el caso de las pequeñas especies de *Sylvia* (*undata*, *cantillans*, *melanocephala*, *conspicillata*).

Podemos indicar aquí que el bosque perennifolio mediterráneo, al contrario de otros hábitats de la misma zona geográfica, parece carecer de especies de Passeriformes que le sean exclusivas frente al bosque caducifolio europeo y su lista de especies constantes se deriva de éste a través de un empobrecimiento, no existiendo ninguna colonización por parte de elementos faunísticos típicamente mediterráneos. En la comunidad de matorral, un hábitat ocupado por Passeriformes propios del mismo, no encontramos especies de origen templado a no ser durante algunos períodos de la época invernal (HERRERA y

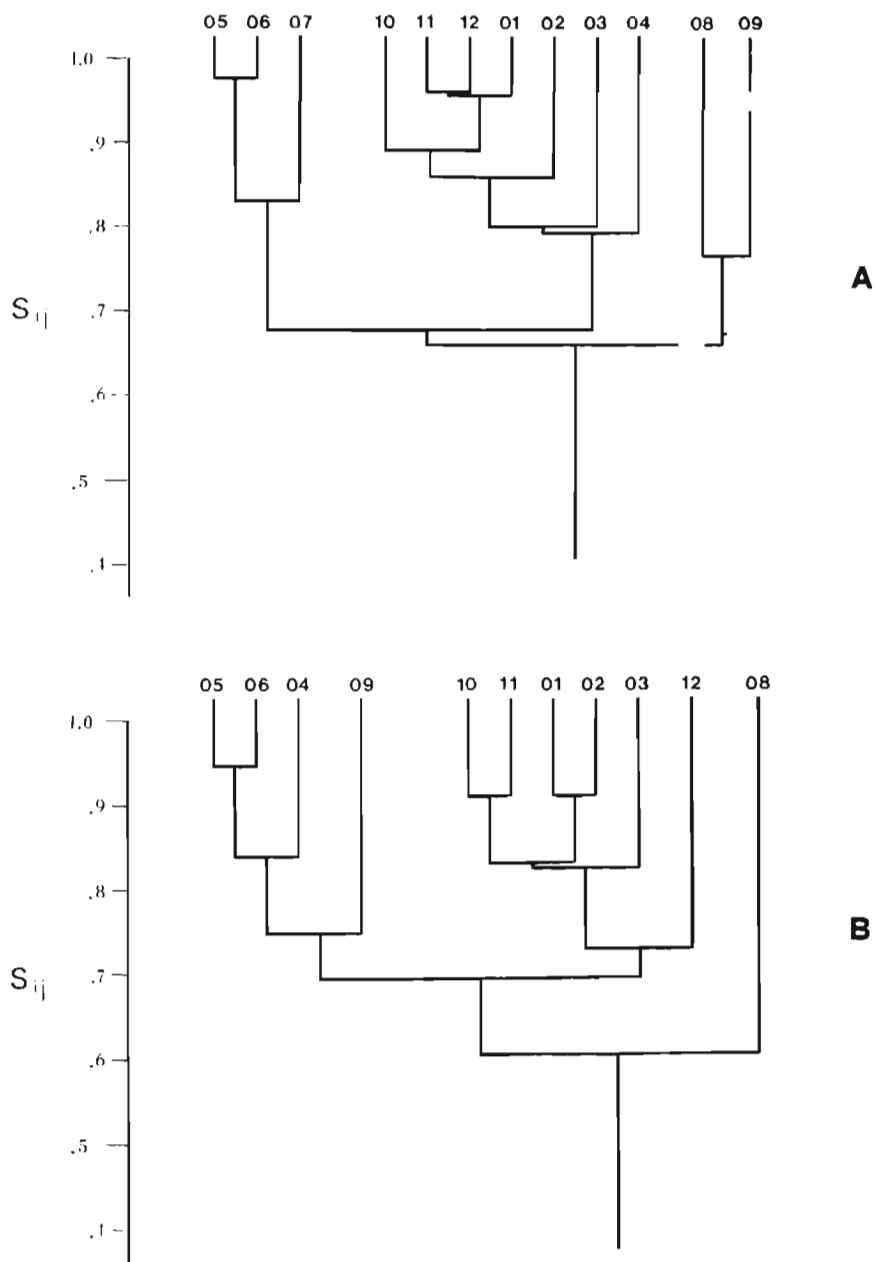


Figura 19.— Clasificación de los distintos períodos mensuales en función de la composición puramente cualitativa de las comunidades de Passeriformes durante los mismos. Los dendrogramas fueron construidos a partir de las matrices de similitud intermensual (Tabla 12) siguiendo un procedimiento aglomerativo, politético y jerárquico. El coeficiente de correlación cofenética entre A y B es 0,556 ($p < 0,001$), revelando una efectiva semejanza entre las dos clasificaciones.

SORIGUER inédito). Tal vez nos encontramos ante un ejemplo de cómo las oportunidades históricas de colonización de un hábitat condicionan la composición taxonómica de su avifauna. Sería un tema interesante para futuros estudios el analizar cómo, muy posiblemente, la ocupación previa de los hábitats forestales mediterráneos por elementos faunísticos de origen templado ha imposibilitado su colonización por especies típicamente mediterráneas.

c) Aspectos dinámicos de la evolución cualitativa.

c.1) Intensidad de las transiciones intermensuales.

El grado de reemplazamiento cualitativo entre meses sucesivos no es uniforme a lo largo del ciclo anual, siendo más intenso durante ciertos intervalos particularmente inestables en cuanto a la composición específica de la comunidad. La intensidad intermensual de reemplazamiento específico fué estimada calculando los cocientes de similaridad de Czechanovsky (ver arriba) entre todos los pares de meses consecutivos, restándolos de la unidad posteriormente para medir efectivamente reemplazamiento o discordancia y no similitud. Todas las especies fueron incluidas en los cálculos, aun las de permanencia continua. No obstante, la magnitud relativa de los valores obtenidos refleja básicamente las condiciones de transición de las especies no constantes, ya que las primeras no afectan diferencialmente a los resultados por la misma naturaleza de la expresión empleada en los cálculos. La evolución mensual de $(1-S_{ij})$ en las dos parcelas se muestra en la Figura 18. Puede apreciarse que la intensidad de cambio, la cual puede ser asimilada con absoluta propiedad a una velocidad de transición del sistema, es a su vez dependiente del tiempo, por lo que la transición cualitativa intermensual no se efectúa de manera uniforme a lo largo del ciclo anual.

Dos aspectos principales caben ser destacados en la Figura 18, uno referente al valor absoluto de las "velocidades" de transición ($V_t = (1-S_{ij}) \cdot \text{mes}^{-1}$) y el otro relacionado con los cambios de dicha velocidad a lo largo del tiempo o "aceleración" de transición ($V_t \cdot \text{tiempo}^{-1}$). Respecto al primero, el ciclo anual muestra varias fases bien marcadas en cuanto a los valores absolutos de V_t , comunes a ambas parcelas (Figura 18). Los periodos 05-06 y, aproximadamente, 10-02 aparecen como los de mayor estabilidad cualitativa dentro del ciclo anual (bajos valores de V_t). El primero de ellos corresponde a la época de nidificación, mientras que el segundo coincide claramente con la época de lluvias. Es interesante comprobar que al igual que las comunidades de artrópodos, las de Passeriformes presentan durante la estación lluviosa una fase de gran estabilidad. Por el contrario, los periodos 02-05 y 06-10 se caracterizan por una elevada intensidad de reemplazamiento y su estabilidad cualitativa se ve muy disminuida. Dentro de ellos, los valores máximos de V_t se alcanzan en 04-05 y 07-09. El ciclo anual se halla pues subdividido internamente en fases

TABLA 12 — Similaridad cualitativa (cociente de Czechanovsky entre meses del ciclo anual). La mitad superior derecha de la matriz se refiere a la parcela A, la inferior izquierda a la parcela B. Estas cifras sirvieron de base para la elaboración de los dendrogramas expuestos en la Fig. 19.

	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02
03	-	0,78	0,63	0,59	0,59	0,51	0,63	0,73	0,81	0,77	0,84	0,84
04	0,69	-	0,74	0,70	0,65	0,63	0,57	0,67	0,69	0,64	0,64	0,64
05	0,65	0,84	-	0,97	0,83	0,65	0,54	0,51	0,59	0,54	0,54	0,54
06	0,65	0,84	0,94	-	0,80	0,67	0,56	0,53	0,61	0,56	0,56	0,50
07	-	-	-	-	-	0,73	0,54	0,64	0,67	0,69	0,62	0,62
08	0,52	0,57	0,73	0,73	-	-	0,76	0,75	0,64	0,67	0,60	0,53
09	0,59	0,59	0,77	0,72	-	0,67	-	0,81	0,71	0,73	0,67	0,60
10	0,77	0,64	0,72	0,72	-	0,61	0,77	-	0,90	0,93	0,86	0,79
11	0,77	0,71	0,67	0,67	-	0,53	0,67	0,91	-	0,96	0,96	0,89
12	0,79	0,56	0,53	0,53	-	0,52	0,54	0,80	0,82	-	0,92	0,85
01	0,84	0,64	0,67	0,67	-	0,60	0,67	0,91	0,93	0,89	-	0,92
02	0,82	0,77	0,78	0,78	-	0,54	0,67	0,89	0,91	0,80	0,91	-

de distinta estabilidad en la composición específica de la comunidad.

Un segundo aspecto destacable, resultado inmediato de la variación temporal de V_t antes señalada, es la existencia a lo largo del ciclo anual de intervalos durante los cuales tiene lugar una "aceleración" de las transiciones, alternativamente de signo positivo y negativo. Dichos períodos confieren al ciclo anual un importante grado de heterogeneidad interna, que no sólo se refiere a la existencia de cambios cualitativos en composición, sino también a la intensidad con la que dichas alteraciones se suceden. Las especies de permanencia constante, núcleo básico de la comunidad, contemplan continuos reemplazamientos del resto de especies coexistentes, los cuales se desarrollan con distintos grados de compresión temporal. Este fenómeno es de gran interés desde el punto de vista de la ecología de dichas especies constantes, que han de coexistir en cortos períodos de tiempo con bloques de especies totalmente diferentes en su identidad taxonómica y, presumiblemente, también en sus características ecológicas.

c.2) Una clasificación objetiva del ciclo anual.

Demostrada la existencia de un reemplazamiento temporal de especies a lo largo del año, el cual se produce de modo discontinuo y es particularmente intenso en ciertas épocas, surge la posibilidad de efectuar una clasificación objetiva del ciclo anual en base a las características cualitativas de la comunidad y que proporcione una subdivisión en períodos internamente homogéneos caracterizados por la composición específica dominante de la comunidad durante los mismos. Como fase previa para efectuar dicha clasificación, fueron calculadas dos matrices de similaridad cualitativa intermensual (Tabla 12) empleando el índice de Czechanovsky como medida de similitud. Siguiendo un procedimiento aglomerativo, politético y jerárquico (WILLIAMS 1971) y tomando matrices como elemento de partida, fueron contruidos dos dendrogramas (Fig. 19) que revelan la existencia de una estructura interna coherente a nivel anual en cuanto a la composición mensual de las comunidades.

La clasificación fué efectuada con ordenador empleando una modificación del programa ALC de ORLOCI (1975). Dicho programa estaba originalmente escrito en lenguaje BASIC y fué pasado por nosotros a FORTRAN IV.

A pesar de haber empleado en la construcción de los dendrogramas un método simple y una medida de similaridad poco sensible (sólo presencia-absencia), el grado de distorsión de aquellos con respecto a las matrices originales es relativamente bajo, ya que los coeficientes de correlación entre los elementos de éstas y los integrantes de las matrices de valores cofenéticos (SOKAL y ROHLF 1962) son aceptablemente altos (0,830 y 0,737 para A y B, respecti-

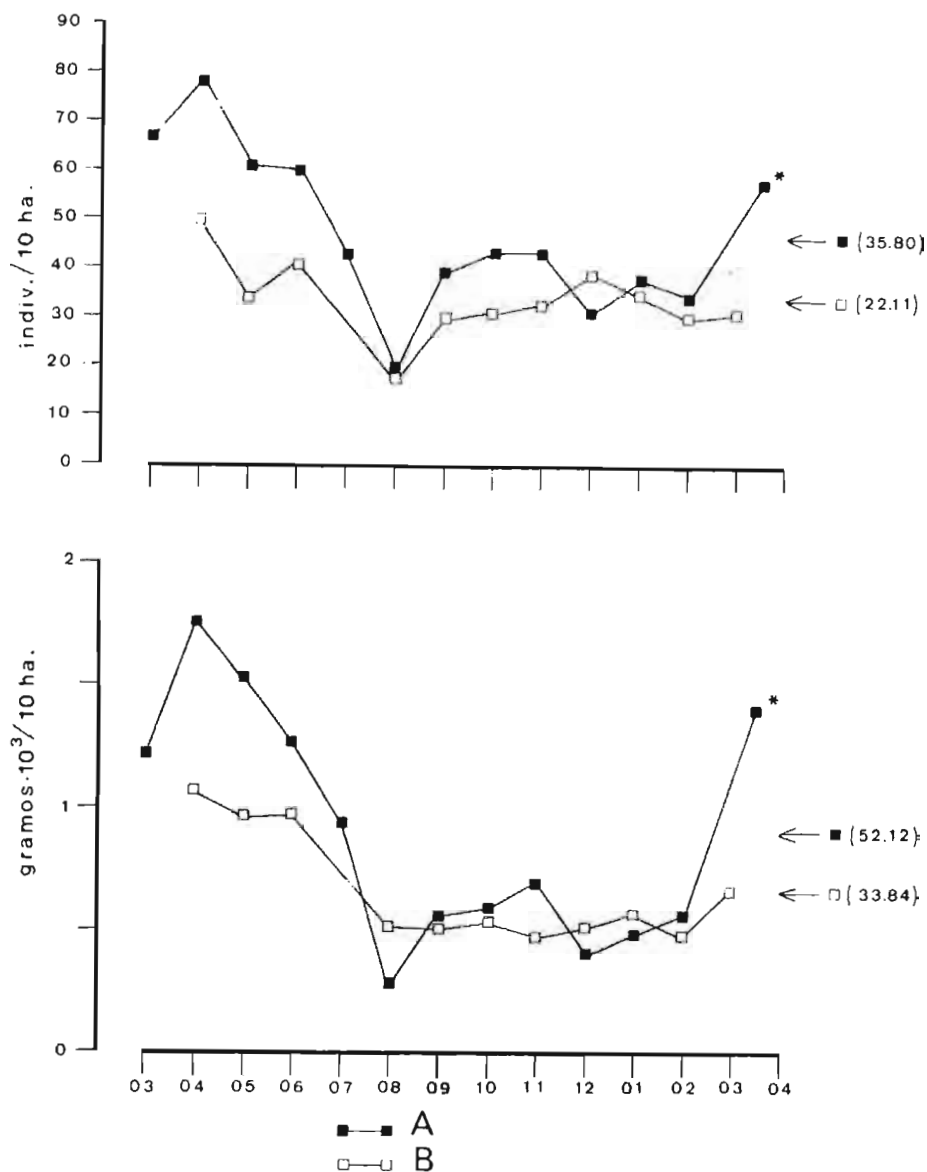


Figura 20.— Cambios estacionales de la abundancia total de Passeriformes en las dos parcelas estudiadas. El punto marcado por el asterisco representa la media de las densidades en 03 y 04 de 1976. Las flechas señalan el valor medio anual de la densidad y las cifras entre paréntesis son los respectivos coeficientes de variación.

vamente). Es también destacable la gran similitud entre las clasificaciones A y B; el coeficiente de correlación entre los valores cofenéticos de ambos dendrogramas ("coeficiente de correlación cofenética", SOKAL y ROHLF 1962, ROHLF 1974) es altamente significativo ($r = 0,556$, $p < 0,001$, $n = 55$), demostrando objetivamente la estrecha coincidencia existente entre las clasificaciones derivadas para las dos parcelas de estudio.

Tres bloques de meses aparecen netamente diferenciados en la clasificación efectuada (Fig. 19) y la consistencia de los resultados se ve corroborada por el carácter secuencial, ordenado y jerárquico que sigue la disposición de los meses dentro de cada uno de los grupos anteriores. Este hecho es particularmente destacable en la parcela A. En conjunto, e ignorando las pequeñas diferencias existentes entre las dos parcelas, las tres fases temporales del ciclo anual que surgen de los dendrogramas están constituidas como sigue: 1) la mayoría del período primaveral y el comienzo del verano (04-07), 2) otoño, invierno y principio de la primavera (época de lluvias, aproximadamente) (10-03) y 3) una fase de aparente transición formada por los meses de 08 y 09 que se segrega con aceptable claridad de los dos períodos anteriores. Esta división concuerda bien con los resultados expuestos anteriormente sobre la intensidad de reemplazamiento específico entre meses sucesivos (Fig. 18); en ellos se apreciaba la existencia de dos períodos de escasa intensidad de reemplazamiento que coinciden plenamente con las fases 1) y 2) descritas arriba. La época de mayor intensidad de reemplazamiento, 07-09, corresponde con la fase estival 3). Los resultados anteriores, junto con los expresados en la Figura 18, nos ofrecen una visión objetiva de los cambios en composición específica a que las comunidades de estudio se ven sometidas a lo largo del ciclo anual.

Durante los meses de agosto y septiembre se produce una clara y brusca discontinuidad cualitativa, ampliamente reflejada en las Figs. 18 y 19. Esta discontinuidad es importante bajo dos puntos de vista. Por un lado, sirve para dividir el ciclo anual en dos períodos bien distintos (Fig. 19). Por otro lado, en ella se producen importantes cambios cualitativos a elevada velocidad (Fig. 18) y ello ha de suponer importantes tensiones para el cúmulo de especies constantes. Si a esto sumamos la coincidencia de dicha fase de transición con el período de mayor dureza climática por sus elevadas temperaturas y extrema sequía, podremos apreciar la importancia potencial que dicho período estival puede tener en la conformación de las comunidades de Passeriformes estudiadas.

Gran parte de los resultados anteriores acerca de la evolución anual de la composición cualitativa de las comunidades estudiadas podrían quizás haber sido obtenidos mediante la simple consideración de las circunstancias particulares de cada especie con respecto a migración otoñal y primaveral, invernada, nidificación, etc. Determinadas especies habitan la zona de estudio sólo du-

rante su período de invernada, otras lo hacen únicamente en el transcurso de sus migraciones, mientras que algunas únicamente están presentes durante la época de nidificación. Algunos autores se han valido de éstas y otras circunstancias diferenciales para establecer divisiones del ciclo anual tan complicadas como subjetivas y arbitrarias (ver p. ej. BLONDEL 1966, 1969 a). Esta pormenorización, a veces próxima a lo anecdótico, ha traído consigo la compartimentación de un fenómeno que se revela como continuo.

Una desgraciada consecuencia que se ha derivado de esto es la rígida etiquetación de especies según los períodos en los cuales se presentan y la consiguiente pérdida de la noción de comunidad como un proceso dinámico y continuo. La estrategia seguida por nosotros durante el análisis cualitativo expuesto anteriormente ha pretendido en todo momento analizar la comunidad como una realidad cambiante e imposible de encajar satisfactoriamente dentro de límites clasificatorios más estrechos que los forzados por la necesidad de dividir el ciclo anual en períodos mensuales, prestando atención particular a los fenómenos globales y tratándolos preferentemente mediante medios objetivos y numéricos. Este enfoque ignora en gran parte la identidad taxonómica y particularidades de las distintas especies, pero creemos que dicha información puede extraerse sin dificultad de las Tablas 8 y 9.

Estudio cuantitativo: abundancia

1. *Evolución anual de la comunidad en términos de abundancia. Aspectos globales*

La densidad total de la comunidad de Passeriformes en cada mes, expresada en número de individuos/superficie y obtenida sumando simplemente las densidades de las especies individuales, constituye un parámetro importante que nos habla del grado de ocupación física del hábitat por individuos, con independencia de la especie a que estos pertenezcan. La densidad puede también expresarse en términos de biomasa (gramos/superficie) y de este modo se obtiene una visión provista de mayor significado ecológico, ya que en último término el peso de organismos vivos es la medida que más adecuadamente refleja la intensidad de utilización a que el hábitat está sometido. La evolución anual de los dos parámetros anteriores en las dos parcelas estudiadas se muestra en la Figura 20, pudiéndose apreciar en ella la existencia de diferencias intermensuales que dan lugar a tendencias de variación claramente definidas.

La evolución relativa de la densidad es similar en A y B ($r_s = 0,528$, $p \approx 0,05$, $n = 11$; $r_s = 0,636$, $p < 0,05$, $n = 11$, para densidades en número de individuos y biomasa, respectivamente), aunque ambas difieren en cuanto a los valores absolutos mensuales. La densidad media anual es superior en A (Figura 20), lo cual refleja sobre todo la diferencia existente entre las dos par-

celas durante el período 03-07. Durante el resto del ciclo, ambas vienen a mantener parecidas densidades, tanto en número de individuos como en biomasa. Dentro de cada parcela, la evolución de las densidades expresadas en número de individuos y en biomasa es significativamente similar ($r_s = 0,923$, $p < 0,001$, $n = 13$; $r_s = 0,591$, $p < 0,05$, $n = 11$, en A y B, respectivamente).

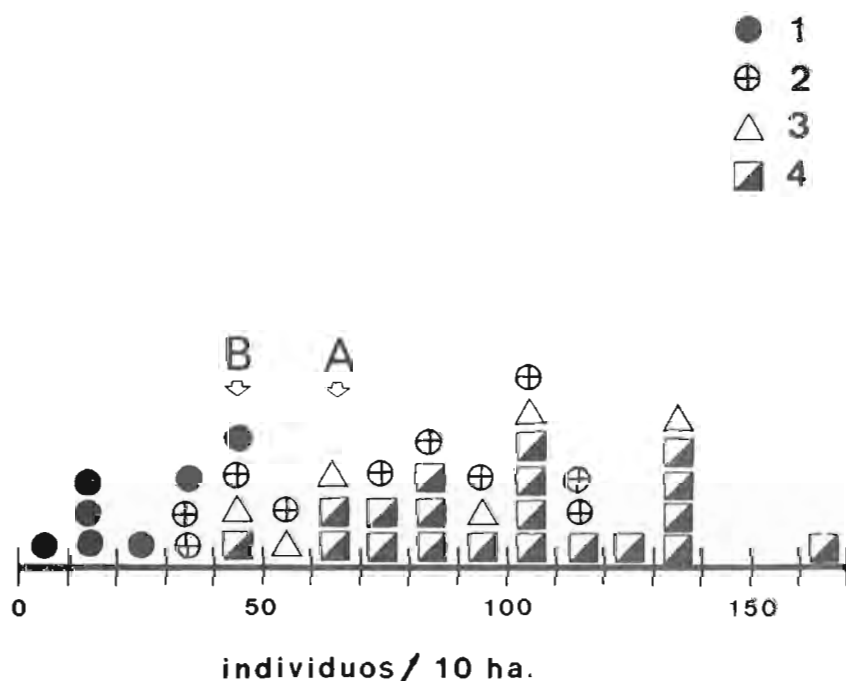


Figura 21.— Densidad total de Passeriformes durante la época de nidificación en distintos tipos de habitats de la Europa templada y mediterránea. Cada símbolo representa a una comunidad y las flechas indican la posición que ocupan nuestras parcelas de estudio dentro del conjunto; las densidades consideradas en A y B son el promedio para el período 04-06. 1: garrigas (*Quercus coccifera*, *Q. ilex*) y matorral bajo (*Pistacia lentiscus*, *Salicornia*) en zonas meridionales de España y Francia (GARCIA y PURROY 1973, varios autores en BLONDEL et al. 1973). 2: Bosques de coníferas de montaña, puros o mixtos, en Pirineos y norte de Francia (LE LOUARN 1974, PURROY 1974). 3: Bosques de coníferas en llanuras, principalmente *Pinus* spp., Francia e Inglaterra (WILLIAMSON y WILLIAMSON 1973, CONSTANT et al. 1973, Blondel inédito en BLONDEL et al. 1973, LE LOUARN 1974). 4: Robledales (*Quercus petraea*, *Q. pedunculata*, *Q. pubescens*), Francia e Inglaterra (Blondel inédito en BLONDEL et al. 1973, FROCHOT 1971 a, WILLIAMSON 1974, LE LOUARN 1974).

Los valores de densidad más elevados se alcanzan durante los meses primaverales, observándose un máximo absoluto en abril (Figura 20). Durante los meses siguientes, la abundancia decrece regularmente hasta llegar en agosto a los valores más bajos de todo el ciclo anual en cuanto a número de individuos por superficie. Esta última magnitud experimenta en septiembre un pequeño aumento para mantenerse a continuación más o menos estable hasta el final del invierno. Expresada en peso, la densidad permanece casi invariable desde agosto hasta febrero, exceptuando algunas pequeñas irregularidades en el curso de su evolución. Existen por tanto a lo largo del ciclo anual de las comunidades dos fases consecutivas bien definidas en lo que a densidad total se refiere: un breve período primaveral de alta densidad (03-06), que abarca un tercio del ciclo anual, y una dilatada fase de baja densidad que comprende los dos tercios restantes. La separación entre ambas parece estar constituida por el mes de agosto, punto de discontinuidad donde tiene lugar la transición entre dichas fases.

a) Estudio comparativo de las densidades durante la época primaveral

La comparación de las densidades obtenidas en nuestras parcelas de estudio con los resultados de otros autores en distintos hábitats europeos es difícil de realizar para la totalidad del ciclo anual, ya que son muy escasos los trabajos que analicen la evolución anual de la abundancia. Como indicamos anteriormente y ha sido señalado también por EYBERT (1973) y HOGSTAD (1967), la mayoría de los estudios se centran en la época de nidificación, por lo que sólo ha sido posible establecer comparaciones referidas a dicho período, para el cual existe abundante información publicada. En la Figura 21 se resumen las densidades totales de Passeriformes durante el período de nidificación en 43 comunidades europeas, clasificadas según cuatro grandes categorías de hábitats. Dichas comunidades han sido tomadas únicamente a título de ejemplo y constituyen sólo una reducida muestra de la extensa información disponible existente en la actualidad.

Respecto a otros hábitats europeos, la densidad total de Passeriformes en las parcelas A y B durante el período de nidificación se sitúa sólo escasamente por encima de los bajos valores del matorral y las garrigas, en la porción inferior del espectro de los bosques de coníferas y muy por debajo de las diversas modalidades de robledal (Fig. 21). Se encuentran por tanto las densidades A y B en una posición intermedia entre las comunidades de robledal y las habitantes de garrigas, extremos fácilmente imaginables en un gradiente de hábitats.

Teniendo en cuenta las relaciones existentes entre diversidad, abundancia y complejidad estructural del hábitat, era de esperar esta posición intermedia. La relación directa existente entre complejidad vertical del hábitat y diversidad de las aves que nidifican en él es un hecho bien conocido y reiteradamen-

te comprobado (MACARTHUR y MACARTHUR 1961, MACARTHUR 1964, MACARTHUR et al. 1966, RECHER 1969, KARR y ROTH 1971, BLONDEL et al. 1973). La diversidad parece estar ligada a su vez con la abundancia total (JONES 1972, BLONDEL et al. 1973), por lo que cabe predecir una vinculación directa entre densidad y complejidad estructural del hábitat en su dimensión vertical. De acuerdo con esto, era previsible también una mayor densidad en la parcela A, dotada de mayor diversidad estructural en la vegetación; esto se cumple efectivamente en la realidad (Fig. 21), aunque probablemente no sea atribuible en su totalidad a este hecho. En el apartado dedicado al estudio de la diversidad volveremos nuevamente sobre este punto.

Es importante destacar aquí el hecho de que nuestros resultados provienen del estudio de un único ciclo anual, caracterizado climatológicamente por su extremada sequía, por lo que quizás no sean plenamente representativos de las condiciones predominantes durante períodos de tiempo más prolongados. En una sabana de Senegal, MOREL y MOREL (1974) registraron un notable descenso (54 %) en la densidad total de aves durante un año con lluvias excepcionalmente escasas respecto a los anteriores. Aunque el descenso de precipitación registrado en nuestra área de estudio (33, 3% por debajo del promedio) es de mucha menor magnitud que el ocurrido en Senegal (89 %), la sequía puede haber afectado también desfavorablemente a las densidades de Passeriformes en nuestras parcelas.

b) Estudio comparativo del perfil anual de la densidad.

Hasta el momento hemos comparado únicamente las densidades totales obtenidas en nuestros encinares de estudio durante la época primaveral con las correspondientes de otros hábitats europeos. Sin embargo, un aspecto de considerable importancia es estudiar comparativamente el perfil de la evolución de la densidad a lo largo del ciclo completo, es decir, la forma de gráficas similares a las mostradas en la Fig. 20. Ya señalábamos arriba la escasez de información adecuada referente a otros hábitats y por idéntico motivo sólo hemos podido incluir en el análisis los resultados de tres estudios europeos (HOGSTAD 1967, FROCHOT 1971 b, EYBERT 1973) y uno realizado en Senegal por MOREL y MOREL (1974). Los datos europeos se refieren al sur de Noruega, Bretaña y Borgoña, cubriendo junto con los nuestros un amplio gradiente latitudinal.

De las cinco zonas geográficas comparadas, cuatro pertenecen a una misma región zoogeográfica (Paleártico occidental) y la restante, Senegal, a pesar de la distancia geográfica que la separa, está unida a ellas por estrechos vínculos ecológicos, ya que se incluye dentro del mismo gran sistema de migraciones Paleártico-Africanas en el cual se ve implicado un gran número de especies que habitan temporalmente las zonas europeas consideradas (MOREAU 1952,

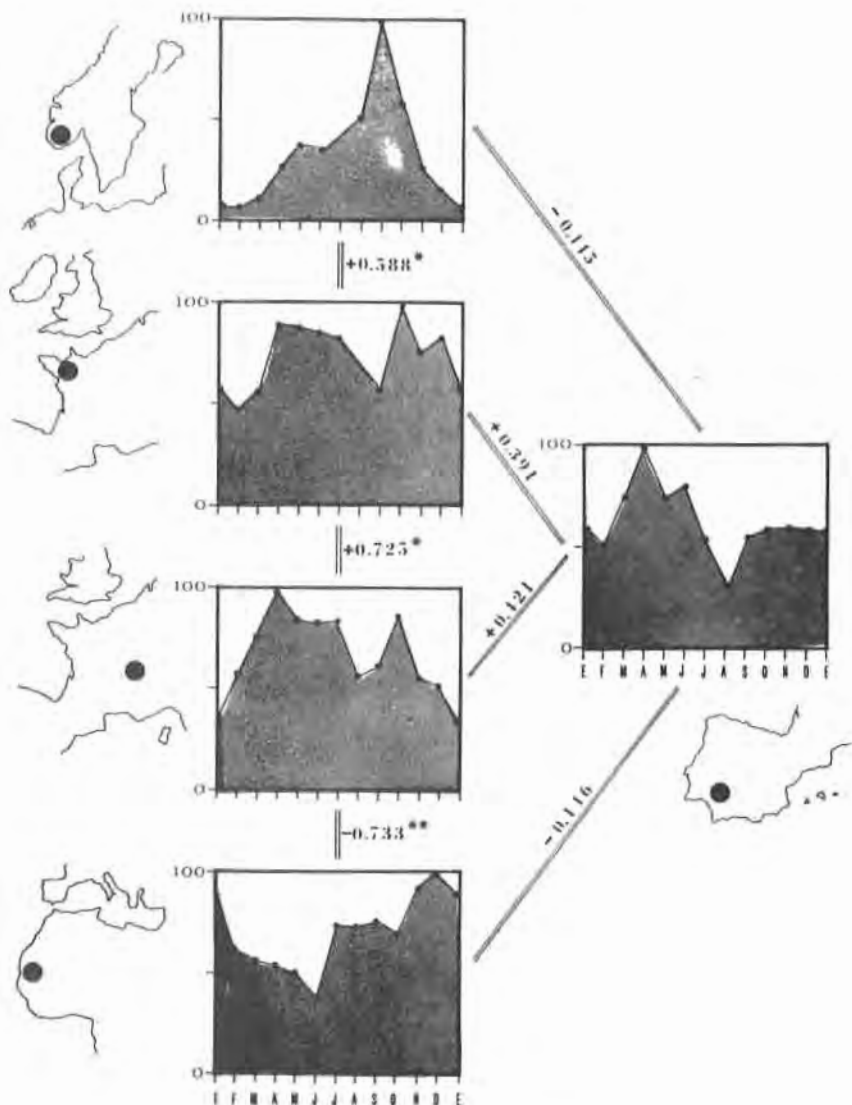


Figura 22.— Evolución anual de la densidad total de Passeriformes (individuos/superficie) en distintas regiones europeas y Senegal. Las densidades se expresan en su valor relativo con respecto al mes de densidad más elevada (100). Las cifras entre pares de gráficas representan los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) para los respectivos valores mensuales de densidad y constituyen una medida del grado de similitud entre los perfiles anuales de abundancia. Noruega: promedio de dos parcelas de abetal (*Picea abies*), HOGSTAD (1967); Bretaña: promedio de tres áreas de pinar (*Pinus spp.*), EYBERT (1973); Borgoña: promedio de dos parcelas de roble (*Quercus pedunculata*), FROCHOT (1971 b); Senegal, sabana, MOREL y MOREL (1974); sur de España, presente estudio, promedio de parcelas A y B. *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$.

1961, MOREL y ROUX 1966). A pesar de las diferencias metodológicas y la posible heterogeneidad inherente al conjunto de resultados comparados, varias interesantes conclusiones surgen de su estudio.

Con objeto de comparar únicamente los perfiles temporales de la densidad con independencia de los valores absolutos de ésta, todos los datos fueron standarizados previamente, asignando en cada muestra el valor 100 al mes con mayor densidad de todo el ciclo anual y otorgando a continuación los valores correspondientes a los restantes meses. De este modo se consigue comparar las formas de las curvas de evolución temporal, con independencia de cualquier otra variable, a la vez que pueden tratarse densidades no absolutas expresadas en distintos tipos de unidades (FROCHOT 1971 *b*, HOGSTAD 1967, EYBERT 1973). En los casos en que dispusimos de datos referidos a varias parcelas próximas (HOGSTAD 1967, FROCHOT 1971 *b*, EYBERT 1973) y para nuestros resultados de las parcelas A y B, se obtuvo el promedio de ellas. Los resultados se presentan gráficamente en la Figura 22.

Considerando por el momento únicamente las zonas europeas, varios puntos interesantes merecen atención. La forma de las gráficas varía regularmente con arreglo a la situación geográfica y de acuerdo con una componente latitudinal, independientemente del tipo de hábitat implicado (cf. correlación significativa entre Borgoña y Bretaña, robledal y pinar, respectivamente). Desde Noruega hasta nuestra área de estudio, el perfil anual de la densidad experimenta importantes cambios, que se centran sobre todo en la progresiva disminución que sufre la importancia del máximo otoñal, acompañada de un fuerte incremento en la significación del máximo primaveral. El perfil mostrado por nuestra zona de estudio, con su único máximo apreciable en primavera, constituye el extremo opuesto al de Noruega, cuyo único máximo se sitúa en otoño. Las dos zonas francesas ocupan posiciones claramente intermedias.

Los coeficientes de correlación empleados como medida de similitud son sensibles en nuestro caso no sólo a la forma de las gráficas en sí, sino también a un posible desfase existente entre las mismas, como más tarde podremos comprobar cuando consideremos la zona senegalesa. No obstante, en las comparaciones entre zonas europeas esta última componente parece no jugar ningún papel, ya que resalta la sincronía existente entre las distintas áreas, reflejando r_s sólo la similitud en cuanto a la forma de las gráficas.

La similitud de nuestros encinares con las restantes zonas europeas aumenta regularmente de norte a sur (Fig. 22), siendo mínima con el área noruega, intermedia con los pinares de Bretaña y máxima con los robledales de Borgoña, más próximos geográficamente. No obstante, ninguna de estas correlaciones alcanza la significación estadística, al contrario de las efectuadas entre los pares contiguos de las restantes zonas europeas, las cuales resultan significativas.

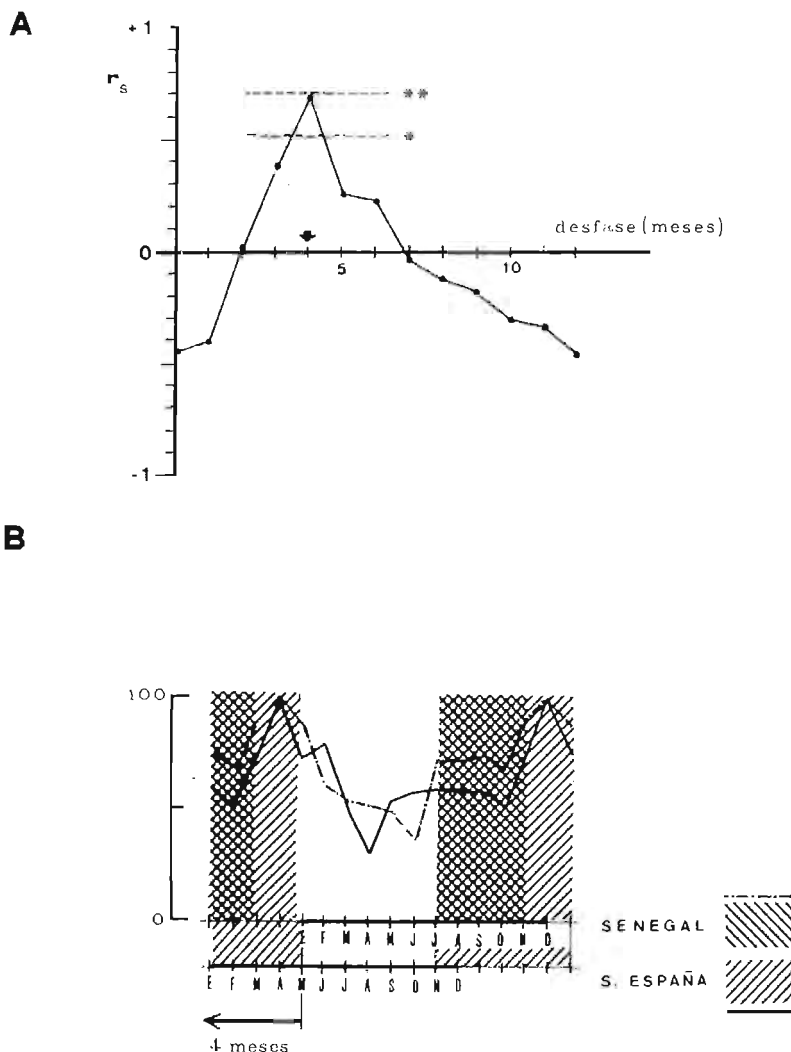


Figura 23.— Comparación de los perfiles de densidad total en Senegal (MOREL y MOREL 1974) y nuestra área de estudio. A: Espectro de correlación, obtenido calculando sucesivos valores de r_s empleando desfases crecientes entre las dos zonas. La flecha señala el desfase que proporciona un valor máximo de r_s . Las líneas de trazos marcan los niveles de significación estadística para $n = 12$ (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$). B: Representación conjunta de los perfiles de abundancia en Senegal y nuestra área de estudio. Los ejes horizontales (tiempo en meses) y las gráficas mismas han sido desfasados en cuatro meses. Se han rayado los períodos de lluvia en ambas zonas; los datos de Senegal de acuerdo con BILLE et al (1972) y MOREL y MOREL (1974). La época de lluvias en nuestra área de estudio refleja las condiciones particulares en 1975, caracterizado por una extremada sequía otoñal

Pasemos ahora a considerar las relaciones con la sabana senegalesa. Dicha zona guarda ciertas semejanzas con nuestros encinares, fundamentalmente de tipo climático. En ambas áreas existe a lo largo del año una estación lluviosa bien definida, que en Senegal tiene lugar principalmente de julio a noviembre (BILLE et al. 1972) y en nuestra región se produce normalmente de octubre a mayo, si bien durante el año de estudio estuvo restringida al período diciembre-mayo. La concentración de precipitación origina en ambas regiones una estación seca, cuya significación se ve tal vez amplificada en nuestra zona por la coincidencia con el período estival. Esta base climatológica similar trae consigo otros aspectos comunes, como por ejemplo el predominio casi exclusivo en el estrato herbáceo de las formas anuales. Aunque la forma de las gráficas correspondientes a ambas áreas parece a primera vista poco similar, la correlación entre ellas está próxima a la significación estadística y es de signo negativo, sugiriendo esto último un posible desfase entre ambas figuras. Esta posibilidad ha sido explorada mediante el cálculo sucesivo de coeficientes de correlación entre ambas zonas con desfases crecientes, elaborando un espectro de correlación en el cual se representan los valores de r_s en función del desfase entre curvas con el cual fueron calculados (Fig. 23 A).

El espectro de correlación, cuya asimetría es reflejo a su vez de la asimetría de los dos ciclos que comparamos, demuestra que efectivamente existe un desfase entre ambas zonas en la evolución de la densidad, eliminado el cual la correlación entre ambas se torna positiva y alcanza la significación ($0,05 > p \approx 0,01$). El desfase que proporciona un r_s máximo es el correspondiente a cuatro meses de adelanto en Senegal respecto a nuestra área de estudio (Fig. 23 A). Representando juntas las gráficas de las dos áreas, pero con un desfase mutuo de cuatro meses, la coincidencia entre ambas llega a ser realmente notable (Fig. 23 B). Sin embargo, lo que en verdad resulta sorprendente es la estrecha coincidencia de las estaciones de lluvia en las dos regiones cuando dichos períodos se representan en el mismo sistema anterior. Ello sugiere que es precisamente el desfase entre las épocas lluviosas el responsable del desfase entre los perfiles de abundancia. Como consecuencia inmediata de este hecho podríamos indicar que en ambas regiones la estación de lluvias parece ser el principal elemento dentro del ciclo anual en cuanto a su influencia sobre el desarrollo temporal de la abundancia de Passeriformes. Indirectamente, esto indica la poca importancia que las temperaturas parecen tener por sí solas en la conformación del ciclo en las dos áreas comparadas, ya que la época de lluvias se sitúa en un caso en la fase fría del ciclo anual (mediterráneo) y en el otro durante el período cálido (Senegal). Por el contrario, la influencia de las precipitaciones sobre la avifauna del área senegalesa ha sido bien documentada por MOREL y MOREL (1974).

Durante la época de lluvias la densidad total se mantiene bastante constan-

te, para aumentar considerablemente hacia el final de las mismas y alcanzar el máximo absoluto anual. Finalizadas aquéllas, a medida que se acentúa la sequía la abundancia total decrece en ambas regiones, aunque de modo más continuado en Senegal, cuya estación seca es de mayor duración. El aumento de densidad que se registra en nuestra zona poco antes del comienzo de las lluvias está relacionado con la llegada de migrantes otoñales e invernantes y será discutido en detalle más adelante. Baste por ahora señalar que durante el año de estudio las lluvias llegaron anormalmente tarde en nuestra zona y que durante años "normales" el significativo aumento de densidad registrado en septiembre coincidiría precisamente con las primeras precipitaciones después del largo período de sequía. Evidentemente, los migrantes otoñales e invernantes realizan sus largos desplazamientos con arreglo a una cronología que ha de estar programada evolutivamente respecto a las situaciones predominantes y difícilmente podrían alterar su comportamiento en función de situaciones anormales y poco predecibles como la registrada durante el otoño de 1975.

Nos queda por comentar ahora las relaciones entre el área senegalesa y los robledales de Borgoña, que en la Fig. 22 aparecen significativa y negativamente correlacionados ($r_s = -0,733$). Un espectro de correlación similar al de la Fig. 23 A fué elaborado para ambas zonas con objeto de investigar la magnitud del desfase necesario para optimizar el r_s mutuo. El valor máximo de r_s se obtiene para un desfase de cinco meses ($r_s = +0,476$, $p > 0,05$), no alcanzándose la significación estadística para ningún $r_s > 0$.

Ello parece demostrar que en las dos regiones operan distintos factores sobre la regulación temporal del perfil de abundancia. FROCHOT (1971 b) indica que la precipitación, más o menos constante a lo largo del año, no juega ningún papel en su área de estudio, aunque sí la temperatura. Representando las gráficas de Senegal y Borgoña con cinco meses de desfase, la época de lluvias de la sabana viene a coincidir aproximadamente con la fase de temperaturas más elevadas de Borgoña y ambas gráficas siguen una evolución bastante parecida, si bien existen algunas discrepancias importantes.

Para terminar y a título de resumen del presente apartado, queremos destacar que el perfil anual de la densidad total constituye un elemento característico de las comunidades de Passeriformes y su análisis comparativo es un medio eficaz de extraer importante información acerca de los factores que conforman la evolución temporal de la comunidad. La similitud encontrada entre nuestros encinares y la sabana senegalesa, aparte de su eventual carácter anecdótico, revela que en climas abiertamente estacionales la estación lluviosa parece ser de primordial importancia en el desarrollo temporal de la densidad, independientemente de otros importantes factores como la composición taxonómica de la comunidad, su situación geográfica o incluso la época en que las lluvias se produzcan, elementos todos ellos que difieren entre nuestra área y la

senegalesa. La comparación entre la sabana y los robledales de Borgoña parece sugerir que estación lluviosa y temperaturas favorables son equivalentes en ambas zonas y condicionan el desarrollo ulterior de la densidad total. Estación seca y período frío serían en consecuencia las fases desfavorables en las dos áreas.

2. Contribución de distintas categorías de Passeriformes a la abundancia total.

En el anterior apartado hemos estudiado los aspectos globales de la evolución temporal de la densidad total, sin entrar a considerar la identidad taxonómica de los individuos integrantes de la comunidad ni su posición ecológica. A continuación analizaremos la contribución a la densidad total por parte de las distintas categorías de Passeriformes consideradas y los cambios estacionales experimentados por la misma. Hemos elegido dos tipos de categorías, relacionadas respectivamente con el status migratorio de las especies y con su posición trófica.

En cuanto al status migratorio, las especies se clasificaron simplemente en "constantes" (nueve o más meses de permanencia en el área de estudio) y "temporales" (las restantes), de acuerdo con los datos reflejados en las Tablas 8 y 9. Las categorías tróficas que hemos empleado, bastante generales, se basan en las usadas por LEIN (1972, p. 137) y son las siguientes:

1. Consumidores de invertebrados.
 - 1a. En el suelo o sus inmediaciones.
 - 1b. En troncos, ramas y hojas.
 - 1c. En el aire.
2. Consumidores de frutos.
3. Consumidores de semillas.

Estas categorías son suficientes para incluir a la totalidad de las especies de Passeriformes registradas en A y B. Los papeles tróficos anteriores podrían ser subdivididos en clases más restringidas, pero creemos que son adecuados para el análisis general que pretendemos. La categoría 2 (frugívoros) se limita en nuestra zona de estudio a las diversas especies que durante otoño e invierno consumen los frutos de *Q. ilex* (bellota), ya que dentro de los límites de las parcelas no existen otras plantas cuyos frutos sean consumidos por los Passeriformes, a excepción quizás de algunos escasos piés aislados de *Daphne gnidium* en B.

La asignación de las distintas especies a las categorías tróficas anteriores se basó exclusivamente en la información reunida por nosotros durante el período de estudio en las parcelas A y B y en los datos de alimentación obtenidos en otras zonas de Andalucía occidental. Los efectivos de las especies con régimen alimenticio mixto fueron asignados proporcionalmente a las categorías

correspondientes. Las especies con régimen alimenticio estacionalmente cambiante fueron incluidas en distintas categorías según la época del año.

a) Especies constantes y temporales, importancia numérica relativa.

La Tabla 13 resume los datos referentes a la contribución numérica de las especies constantes y temporales en las comunidades estudiadas y en la Figura 24 se presenta gráficamente la evolución temporal media de las proporciones relativas entre ambas categorías.

TABLA 13.— Contribución a la densidad total, expresada en individuos/10 Ha., por parte de las especies "constantes" (C) y "temporales" (T) en las parcelas A y B. Las dos columnas de la derecha expresan el promedio de ambas. x, valores medios de 03 y 04.1976.

M e s	Parcela A		Parcela B		Promedio	
	C	T	C	T	% C	% T
03	55,9	11,2	-	-	83,3	16,7
04	62,9	15,6	39,3	10,6	79,6	20,4
05	48,4	12,4	31,0	2,9	64,8	35,2
06	46,4	13,9	32,0	9,1	77,3	22,7
07	36,1	6,3	-	-	85,1	14,9
08	14,2	4,6	14,5	4,7	75,7	24,3
09	32,2	7,2	17,1	12,6	71,4	28,6
10	27,2	16,1	24,0	6,7	69,2	30,8
11	28,7	14,8	21,0	11,3	65,5	34,5
12	22,1	9,3	28,6	10,6	71,8	28,2
01	29,0	8,4	28,0	6,8	78,9	21,1
02	29,1	4,6	25,3	4,7	85,3	14,7
03	46,5 ^x	11,9 ^x	25,1	5,3	77,2	22,8

En cuanto a números absolutos, la densidad de individuos pertenecientes a especies de régimen constante sigue una evolución que es en todo similar a la que vimos para el conjunto de la comunidad (Fig. 20), por lo que no vamos a discutirla aquí nuevamente. Señalemos sin embargo que, en promedio, la densidad de especies constantes es tres veces superior a la de las especies temporales, estando constituida la comunidad durante todo el ciclo anual por una amplia mayoría de individuos pertenecientes a especies de régimen constante.

El hecho de que a lo largo del año se produzcan apreciables cambios de densidad entre las especies constantes (Tabla 13) requiere algunos comentarios, ya que estas variaciones demuestran claramente la existencia de migraciones, siquiera sean locales, en las que participan estas especies. Entre todos los cambios estacionales, es especialmente llamativo el gran descenso de abundancia que se produce en la fase central del verano, el cual parece estar relacionado con un generalizado abandono de los encinares de estudio. Ya señalábamos arriba la posibilidad de que determinadas especies lleven a cabo desplazamientos de corto alcance durante ciertas épocas, sobre todo en verano, aunque la evidencia en favor de esto es limitada y de naturaleza indirecta.

La proximidad de bebederos accesibles parece ser un factor muy importante en la distribución horizontal de muchos pájaros del encinar durante el verano. A diferencia de los granívoros, que acostumbran a recorrer distancias importantes hasta sus bebederos, las especies de régimen insectívoro (Páridos, Trepador y Agateador sobre todo) acceden normalmente a aquellos desde distancias medias a cortas, generalmente menores de un kilómetro, como lo demuestran nuestras observaciones de aves marcadas; ello implica que si los aguaderos escasean o están irregularmente repartidos a lo largo de un área geográfica amplia, su distribución afectará a la de aquellas especies que dependen de ellos para su subsistencia. A este respecto podemos aportar abundantes observaciones estivales de individuos pertenecientes a algunas especies constantes realizadas en un radio de varios kilómetros alrededor de nuestras parcelas de estudio; estos fueron registrados en lugares poco usuales, caracterizados en general por tratarse de enclaves en los que la disponibilidad inmediata de agua y/o una cobertura vegetal abundante proporcionaban un ambiente favorable en la adversidad de la sequía veraniega. El matorral de galería que acompaña a los cursos de agua temporales, así como las zonas próximas a manantiales, abrevaderos artificiales o pilas para el ganado, albergan durante el período más adverso del verano densidades apreciables de *Parus spp.*, *Sitta* y *Certhia*. Esta última fué observada en repetidas ocasiones trepando por taludes rocosos en zonas umbrías y frescas, así como también en paredes de casas derruidas localizadas en enclaves sombreados, comportamiento ciertamente poco usual en esta especie. Todo esto, junto con la disminución de densidad en el encinar, parece sugerir un efectivo desplazamiento de algunas poblaciones en res-

puesta a las disponibilidades de agua. Situaciones similares han sido señaladas por MOREL y MOREL (1962) para las aves de la sabana senegalesa, donde la distribución de los pozos o charcas en la época seca es de importancia capital en la distribución y abundancia de aquéllas. SERVENTY (1971) destaca igualmente el significado que la distribución de los puntos de agua en las zonas áridas tiene para las aves.

La densidad absoluta de especies temporales muestra dos máximos estacionales bien marcados a lo largo del ciclo anual, uno correspondiente a los meses primaverales (03-06) y otro durante otoño y primera parte del invierno. Estos dos máximos se aprecian igualmente si consideramos la proporción relativa de especies temporales, expresada como porcentaje de la densidad total (Tabla 13, Fig. 24).

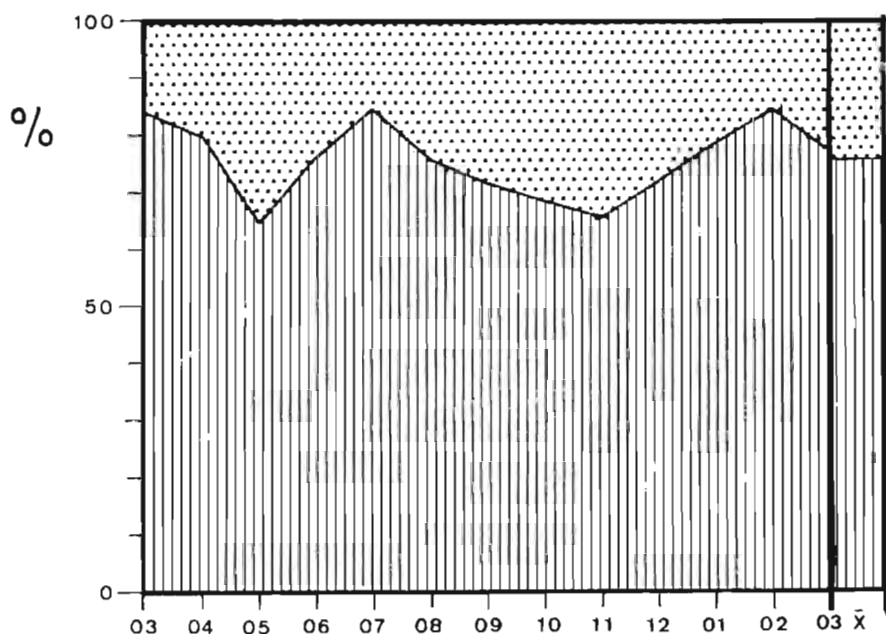


Figura 24.— Cambios estacionales en la importancia relativa (respecto a número de individuos) de las especies constantes (rayado) y temporales (punteado) en las comunidades estudiadas. La figura presenta el promedio para las parcelas A y B (Tabla 13). La situación media anual se presenta en la columna del extremo derecho.

A la aparición del máximo primaveral contribuyen conjuntamente los migrantes en paso (p. ej. *S. borin*, *S. atricapilla*) y las especies nidificantes que únicamente utilizan el hábitat durante esta época (*S. serinus*, *C. carduelis*, *M. striata*, etc.), sean o no migradores. Durante el máximo de otoño-invierno destaca sobre todo la importante significación de tres especies invernantes, *Ph. collybita*, *E. rubecula* y *R. ignicapillus*, cuya presencia continuada caracteriza los meses de otoño e invierno del encinar (Tablas 8 y 9).

En líneas generales y resumiendo la información contenida en la Tabla 13 y Fig. 24, podemos señalar que en las comunidades estudiadas las especies de presencia constante constituyen el núcleo numéricamente dominante (aprox. 75% del total) a lo largo de todo el ciclo anual, mientras que las especies temporales se limitan a cubrir el 25% restante con variable uniformidad. Aunque la evolución temporal de la abundancia de estas últimas especies presenta dos máximos relativos, las comunidades no están nunca dominadas por especies temporales y en ningún mes la significación de las especies constantes es inferior, en promedio, a 64%.

Este hecho contrasta vivamente con los datos referidos a otras zonas europeas, tanto en hábitats boscosos del norte y centro del continente (HOGSTAD 1967, FROCHOT 1971 b, EYBERT 1973) como en una garriga del sur de Francia (BLONDEL 1961 c). En todas estas zonas se produce durante el ciclo anual de la comunidad una fase bien marcada, en primavera y/o verano, en la cual su composición se halla numéricamente dominada por las especies de presencia temporal. Como hemos visto, este hecho no llega a producirse en ningún momento en los encinares que hemos estudiado, cuya similitud con la sabana senegalesa vuelve nuevamente a ponerse de manifiesto al comprobar que en dicho hábitat africano las especies temporales no suponen tampoco en ningún momento del ciclo anual el grupo mayoritario de individuos en el seno de la comunidad (MOREL y MOREL 1972, 1974).

- b) La significación primaveral de los migrantes lejanos. Variaciones a escala continental.

MACARTHUR (1959) llevó a cabo un análisis a escala continental de los cambios geográficos que sufre la proporción de migrantes neotropicales en las comunidades nidificantes de América del Norte. Dicho autor concluye que las condiciones de los distintos tipos de hábitats, en lo referente al grado de fluctuación estacional de los mismos, explican las variaciones observadas. La proporción de migrantes lejanos es más elevada en hábitats sometidos a fuertes fluctuaciones, mientras que es muy reducida o nula en aquellos cuyas condiciones ecológicas se ven poco alteradas a lo largo del año. La situación geográfica por sí sola no parece influir sobre la importancia relativa de los migrantes.

La escasa proporción que suponen las especies temporales nidificantes en

nuestras comunidades de estudio, dentro de la cual los migrantes tropicales significan una parte aún más reducida, así como el contraste que hemos señalado respecto a otras zonas europeas, hacen interesante efectuar un análisis similar al de MACARTHUR (1959) para el continente europeo. A diferencia de este autor hemos considerado únicamente Passeriformes y no se han tenido en cuenta las diferencias entre hábitats en cuanto a su posible grado de alteración o degradación. Creemos sin embargo que los resultados no han sufrido por ello alteraciones de importancia.

Con aparente independencia del tipo de hábitat de que se trate, existe una clara tendencia latitudinal en el porcentaje de individuos nidificantes migradores, produciéndose una paulatina disminución en sentido norte-sur desde el área escandinava (valores máximos) hasta la Península Ibérica (valores mínimos) (Fig. 25). Esta variación, se produce de un modo continuo y progresivo, sin discontinuidades aparentes. De acuerdo con esto, la escasa significación que las especies temporales nidificantes presentan en nuestra área de estudio se incluye dentro del contexto de un fenómeno general a escala continental en virtud del cual y por su situación geográfica, nuestros encinares de estudio constituyen un extremo de variación donde parece alcanzarse un nivel mínimo o cercano a él.

La situación existente en el continente europeo contrasta en parte con la expuesta por MACARTHUR (1959) para Norteamérica. La fuerte componente geográfica que hemos encontrado en Europa falta o es poco clara en aquel continente; esta discrepancia debe venir condicionada muy probablemente por las diferencias existentes entre ambos en cuanto a la zonación latitudinal de los ecosistemas, motivada esencialmente por una diferente combinación de los fenómenos climáticos y la distribución de las masas de tierra firme y su relieve.

Dejando aparte esta aparente discrepancia, un punto importante es común a ambos continentes y esta coincidencia a tan elevada escala geográfica nos hace pensar en la consistencia de la realidad que refleja. El porcentaje de migrantes tropicales en las comunidades nidificantes es tanto más elevado cuanto más intensa sea la fluctuación estacional experimentada por el hábitat a lo largo del ciclo anual. En el continente europeo, la magnitud de esta fluctuación parece derivarse de la posición geográfica en el gradiente latitudinal, mientras que en Norteamérica depende básicamente de la naturaleza del hábitat, con independencia de su posición geográfica. Lo importante es sin embargo destacar que en los dos continentes parecen actual los mismos mecanismos reguladores.

El porcentaje de migrantes lejanos depende no sólo de la densidad de estos, sino también de la abundancia de las restantes especies que componen la comunidad. Si para simplificar suponemos que esta última la integran únicamen-

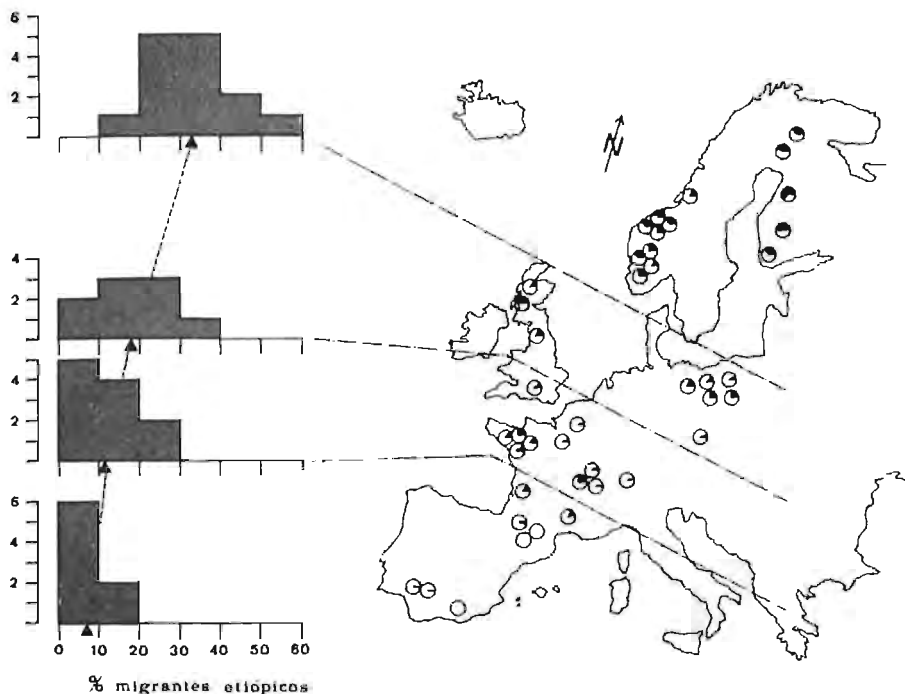


Figura 25.— Porcentaje de individuos pertenecientes a especies migradoras transaharianas en 42 comunidades europeas de Passeriformes nidificantes. Se incluyen comunidades de habitats herbáceos, matorral, bosques caducifolios y de coníferas, tanto en llanuras como en montañas. A la izquierda, distribuciones de frecuencias de dichos porcentajes en cuatro franjas latitudinales mostrando la progresiva disminución que experimenta la importancia de los migrantes lejanos al avanzar hacia el sur del continente. Los triángulos señalan las medianas de las distribuciones. Las comunidades se distribuyen a lo largo de Noruega (HOGSTAD 1968, LIEN et al. 1974, RØV 1975), Finlandia (JARVINEN y SAMMALISTO 1976), Polonia (MRUGASIEWICZ 1974), Inglaterra (YAPP 1962, WILLIAMSON 1974, WILLIAMSON y WILLIAMSON 1973), Checoslovaquia (TURCEK 1956), Suiza (ZOLLINGER 1976), Francia (THIOLLAY 1968, LE LOUARN 1968, 1974, BLONDEL 1969 b, CONSTANT et al. 1973) y España (PURROY 1972, 1974 b, GARCIA y PURROY 1973 y presente estudio).

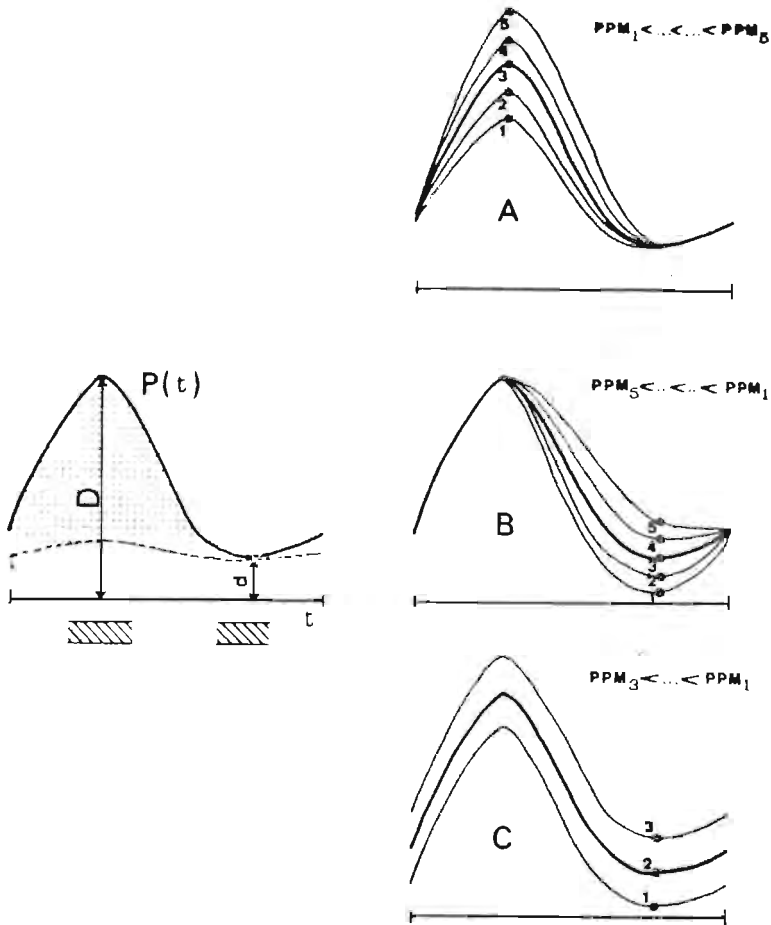


Figura 26.— Un modelo gráfico sencillo para explicar las diferencias en porcentaje primaveral de individuos de migración lejana (PPM) entre comunidades sometidas a distinto grado de fluctuación ambiental. Las suposiciones simplificadoras en las cuales se basa están descritas en el texto. $P(t)$ es una función que describe la evolución anual de alguna variable que refleje la capacidad límite del medio (productividad, disponibilidad de alimento, etc.). El área rayada representa la fracción de $P(t)$ que es utilizada por el conjunto de especies de permanencia constante. La utilización correspondiente a los migrantes de estancia primaveral viene representada por la superficie punteada. D y d , valores máximo y mínimo respectivamente de $P(t)$ a lo largo del ciclo anual. De acuerdo con el modelo, PPM (individuos migrantes/total individuos, o bien, biomasa migrantes/biomasa total) ha de ser proporcional a $(1-d/D)$. A, B y C muestran los efectos causados sobre PPM por variaciones en D , d y ambas combinadas, respectivamente. El caso representado en C es tan sólo uno simple entre muchos posibles de variación conjunta de D y d . La proporción primaveral de migrantes depende a la vez del nivel mínimo invernal de recursos (d), nivel máximo primaveral (D) y el cociente entre ambos (d/D), lo cual en conjunto se traduce en una dependencia de la estacionalidad ambiental.

te especies constantes y migrantes que se le añaden durante la época primaveral, la relación que hemos descrito entre fluctuación ambiental y proporción de migrantes lejanos puede explicarse, al menos en parte, mediante un sencillo modelo gráfico (Fig. 26). Para ello hemos supuesto: a) la época de nidificación corresponde a la fase anual de máxima productividad (LACK 1968, PERRINS 1970); b) los efectivos numéricos de las especies residentes o constantes están regulados, siquiera parcialmente, por las condiciones adversas invernales (LACK 1966, FRETWELL 1972, SLAGSVOLD 1975); c) a lo largo del tiempo, la comunidad tiende a organizarse de modo que en cada momento los recursos sean utilizados óptimamente (MACARTHUR 1970).

De acuerdo con dicho modelo simple, el porcentaje primaveral de individuos migradores (PPM) depende a la vez del grado de estacionalidad, expresado como la diferencia entre máximo y mínimo ($D-d$) y del nivel mínimo de productividad invernal (d). Expresado sintéticamente, PPM ha de ser directamente proporcional a $(1-d/D)$; según esto, PPM aumenta al aumentar D (Fig. 26A) y/o al disminuir d (Fig. 26B). Una tercera posibilidad es la variación conjunta de D y d , cuyas consecuencias han de depender de sus proporciones relativas. Si suponemos que la forma de $P(t)$ se mantiene aproximadamente constante e imaginamos un conjunto de curvas $P_i(t)$ tal como el representado en Fig. 26C, se producirán también cambios en PPM aun cuando el grado absoluto de estacionalidad ($D-d$) se mantenga constante.

A primera vista, no resulta obvio que las predicciones del modelo coincidan con los hechos observados, es decir, que el gradiente latitudinal observado en PPM a lo largo de Europa occidental sea resultado de variaciones en $(1-d/D)$. Para estudiar esto, consideremos los hábitats europeos sometidos a clima templado sin influencia continental. En ellos el factor físico estacionalmente limitante es la temperatura, ya que la precipitación se distribuye con apreciable regularidad a lo largo del ciclo anual (KOPPEN 1923). Como no disponemos de los necesarios datos de productividad d y D podemos suponer que, al menos groseramente, estos valores son proporcionales en cada localidad a la temperatura media del mes más frío (T_m) y más cálido (T_M) respectivamente, y utilizar estas últimas como una medida de los extremos de oscilación anual equivalente a d y D . Es un hecho bien conocido que $(T_M - T_m)$ aumenta con la latitud, altitud y continentalidad (KOPPEN 1923, JANSÁ 1969). Considerando sólo la latitud y recordando que el grado de estacionalidad ($D-d$) era un término que afectaba directamente a PPM, lo anterior coincide cualitativamente con las tendencias reveladas por la Figura 25 y las predicciones del modelo.

En términos cuantitativos, un claro paralelismo entre la evolución latitudinal de PPM y $(1-T_m/T_M)$ se observa también en la Figura 27. La recta de regresión que describe la variación latitudinal de $(1-T_m/T_M)$ es paralela a la ob-

tenida para los valores observados de PPM y los respectivos coeficientes de correlación no difieren significativamente (Tabla 14). Aunque esto no demuestra de manera unívoca que PPM esté condicionado por $(1-T_m/T_M)$ o, lo que es equivalente, la estacionalidad del medio, sí aporta evidencia sustancial en favor del modelo propuesto y sugiere que la variación geográfica en el porcentaje primaveral de migrantes es explicada en gran parte por la estacionalidad del medio. La estacionalidad actuaría sobre PPM de un modo indirecto, limitando la abundancia de las especies constantes a través de las condiciones adversas invernales (d), y directo, a través de la magnitud del máximo primaveral (D).

TABLA 14.— Parámetros obtenidos en la correlación y regresión de la latitud (variable independiente) frente a PPM y $(1-T_m/T_M)$ (variables dependientes). No existen diferencias significativas entre los respectivos coeficientes de correlación (r), y la pendiente de la recta de regresión es la misma en los dos casos. ^{xxx}: $p < 0,001$; n.s.: no significativa.

VARIABLES	r	Recta regresión		N
		a	b	
PPM/LATITUD	0,799 ^{xxx}	-0,501	0,0132	42
$(1-T_m/T_M)$ /LATITUD	0,762 ^{xxx}	-0,394	0,0195	36
Diferencia	$t_g = 0,398$ $p = 0,309, n.s.$	$F = 0,008$ $p \gg 0,75, n.s.$		

En este supuesto, es interesante observar cómo la estacionalidad de nuestros encinares de estudio, centrada sobre todo en la disponibilidad hídrica, no parece actuar como tal estacionalidad sobre la proporción primaveral de migrantes, que en nuestro caso se sitúa entre las más bajas de Europa occidental. Esto sugiere que es la estacionalidad térmica la que realmente actúa en última instancia sobre el porcentaje de migrantes.

c) Composición trófica de la comunidad y su evolución temporal.

La contribución relativa de cada grupo trófico a la densidad total (número de individuos) y su evolución anual se presentan en la Tabla 15 y Fig. 28. Las dos parcelas de estudio muestran una estrecha similitud en cuanto a la importancia relativa de cada grupo trófico y su evolución estacional.

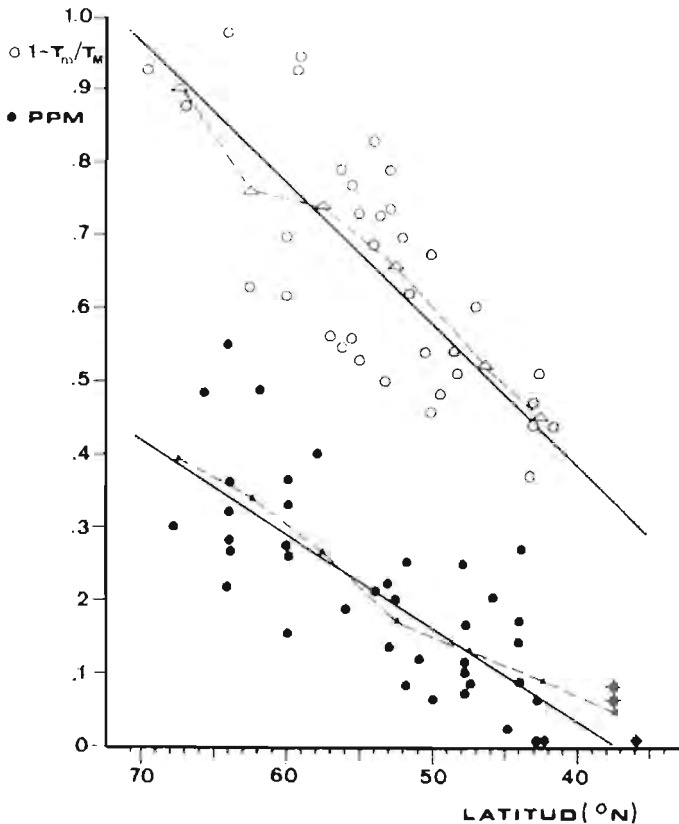


Figura 27.— Variación latitudinal de $(1-T_m/T_M)$ y PPM en Europa occidental. Los valores de PPM corresponden a las comunidades representadas en la Fig. 25. Los datos climáticos son de 36 estaciones costeras del oeste europeo sometidas a clima templado y escogidas entre las de KOPPEN (1923). Se representan las rectas de regresión obtenidas para ambos conjuntos de puntos, así como las medias móviles para intervalos de 5° de latitud (triángulos y líneas de trazo y punto). La evolución geográfica de las dos variables representadas no difiere estadísticamente (Tabla 14), sugiriendo que PPM está regulado del modo que proponemos en la Fig. 26.

A lo largo de todo el ciclo anual resulta bien patente la importancia numérica dominante que ejercen los insectívoros, los cuales constituyen en promedio alrededor del 75% de la densidad total. Dentro de este grupo destaca la importancia de las especies que toman su alimento de la vegetación (tronco, ramas, hojas, grupo 1b), siendo el grupo de mayor significación individual dentro de la comunidad. Los insectívoros que capturan sus presas en el suelo (grupo 1a) le siguen en importancia; el grupo 1c, comedores de insectos tomados en el aire, presenta escasa significación global en el conjunto del ciclo anual. Los consumidores de materia vegetal (frutos y semillas, grupos 2 y 3) significan en promedio el 25% de la comunidad, predominando dentro de

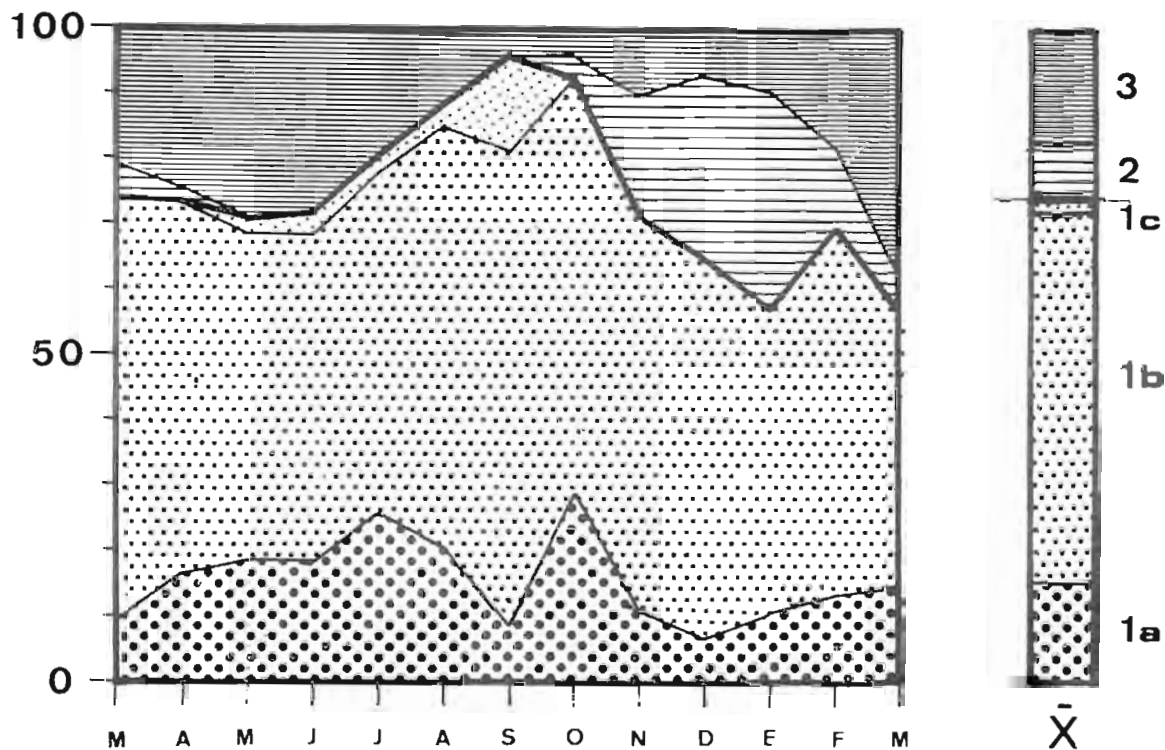


Figura 28.— Evolución anual experimentada por la composición trófica de las comunidades estudiadas (media de A y B). La contribución de cada grupo trófico se expresa como porcentaje respecto a la densidad total (número de individuos). Los grupos 1-3 se encuentran descritos en el texto. La columna de la derecha (\bar{X}) refleja la situación media anual.

ellos a nivel anual el grupo de los granívoros. Nuestras comunidades de estudio están por tanto integradas principalmente por una amplísima mayoría de consumidores secundarios (predadores), siendo los consumidores primarios sólo una pequeña fracción del total.

En cuanto a los cambios estacionales de importancia relativa mostrados por los anteriores grupos, varias tendencias importantes se deducen de la Fig. 28. La contribución relativa de los insectívoros es máxima durante los meses estivales, alcanzándose durante septiembre una dominancia casi exclusiva de este grupo. Dentro de ellos, el grupo 1c nunca llega a tener una importancia destacada, siendo sin embargo una importante peculiaridad el estar restringido al período 05-09. El grupo 1a mantiene su importancia a lo largo de todo el año, aunque puede apreciarse una ligera disminución después del final de la primavera; el apreciable paso otoñal de Petirrojos (*E. rubecula*) durante octubre es responsable del máximo que la experimenta durante esas fechas. En cuanto a 1b, su contribución relativa es prácticamente uniforme a lo largo del año, aunque sufre un pequeño incremento durante los meses de verano. Los granívoros alcanzan su máxima importancia relativa en la primavera, quedando escasamente representados en la comunidad durante el resto del ciclo anual.

Por último, el grupo de consumidores de frutos hace su aparición a lo largo del otoño e invierno, llegando a mostrar una apreciable importancia dentro del conjunto. Este período coincide con la maduración y caída de la bellota, único fruto disponible para este grupo trófico en el hábitat estudiado. Hemos de recordar aquí que nuestro período de estudio estuvo caracterizado por una cosecha de bellota muy pobre, por lo que quizás en años más productivos la explotación de este recurso por los pájaros obedezca a una cronología e importancia algo diferentes de las observadas.

Las especies que participan del consumo de bellotas son numerosas y pertenecen de modo habitual a varios grupos tróficos (1a, 1b, 3); aunque con variable intensidad, todas ellas aprovechan el recurso alimenticio temporal que la bellota proporciona, aun cuando su dieta consista durante el resto del año, e incluso simultáneamente, de otros elementos. Este es el caso por ejemplo de *S. europaea*, *T. merula*, *F. coelebs* y las tres especies de *Parus*. La aparición temporal de la bellota tiene para las comunidades del encinar estudiado un importante significado ecológico, derivado de su abundancia y del elevado número de especies implicadas en su consumo.

Diversidad específica y abundancia relativa de las especies

Para finalizar la exposición de resultados del presente capítulo vamos a considerar ahora algunos aspectos sintéticos de las comunidades relacionados

TABLA 15.— Participación de los distintos grupos tróficos (1-3, descritos en el texto) en la composición de las comunidades A y B y sus cambios estacionales. La importancia de cada grupo se halla expresada en forma de porcentajes con respecto a la densidad mensual total (número de individuos). (*): las cifras en esta columna referidas a la parcela A son la media de 03 y 04. \bar{X} : media anual.

		03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02	03 ^(*)	\bar{X}
A	1a	9,6	16,9	13,8	21,4	25,9	15,4	6,8	32,0	9,0	8,0	9,4	13,4	13,7	15,0
	1b	64,3	60,3	50,5	54,9	52,4	78,2	79,5	62,6	71,9	57,3	48,7	53,7	56,1	60,8
	1c	0,	0,	4,4	4,5	2,1	1,1	8,4	+	0,	0,	0,	0,	+	1,6
	2	5,2	2,4	+	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	3,5	28,0	35,8	20,5	2,2	7,7
	3	20,9	20,4	31,2	19,2	19,6	5,3	5,3	2,9	15,6	6,7	6,1	12,5	28,0	14,9
B	1a	-	16,0	23,0	14,4	-	25,0	8,1	25,1	12,1	4,8	10,3	13,3	13,8	15,1
	1b	-	53,7	49,9	45,3	-	51,6	68,0	66,4	50,2	60,2	45,7	58,3	30,6	52,7
	1c	-	0,0	0,3	2,4	-	5,2	20,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6
	2	-	0,0	0,0	0,0	-	0,0	0,0	3,3	33,1	28,1	28,4	4,3	3,3	9,1
	3	-	30,3	27,1	37,5	-	18,2	3,4	5,2	4,6	6,9	12,6	24,0	52,3	20,2

con elementos cualitativos (número e identidad de las especies integrantes) y cuantitativos (abundancia relativa de las especies) de las mismas. El interés de medidas como la diversidad específica o la equitabilidad reside por una parte en su capacidad descriptiva y por otra en la inmediata relación que a partir de ellas puede establecerse con aspectos estructurales de la comunidad gracias al extendido uso que de ellas se ha hecho en la literatura ecológica de los últimos años. Aunque las medidas de la diversidad específica y parámetros asociados han suscitado numerosas controversias por parte de distintos autores (HURLBERT 1971, PEET 1974, 1975, entre otros) y la verdadera implicación de tales conceptos en relación con la teoría ecológica está lejos de ser clara en la actualidad (cf. MAY 1975), su capacidad descriptiva y sus relaciones con aspectos estructurales de las comunidades son aceptadas generalmente (MACARTHUR 1972, PIELOU 1975). En el presente apartado haremos uso de estas posibilidades descriptivas y analizaremos la diversidad de nuestras comunidades empleando el enfoque y la metodología que ha sido habitual durante los últimos años, aunque no intentaremos detalladas consideraciones teóricas derivadas de las mismas.

Recientemente, PEET (1975) ha revelado serias inconsistencias en todos los índices relativos de diversidad y MAY (1975) ha demostrado ampliamente el carácter trivial de muchos aspectos intrigantes y casi míticos contenidos en la voluminosa literatura sobre diversidad aparecida en el último decenio, los cuales han resultado ser simples propiedades matemáticas de la distribución lognormal, seguida habitualmente por las abundancias relativas de conjuntos de especies coexistentes (PRESTON 1948). MAY (1975) pone también en duda el valor de los índices de diversidad convencionales como parámetros representativos de las distribuciones de abundancias relativas. Todo ello nos obliga a limitar en extensión y profundidad nuestras consideraciones sobre diversidad a la vez que sugiere ciertas reservas acerca de los parámetros empleados.

El número de especies que integran cualquier comunidad y el grado de desigualdad en sus respectivas abundancias son las dos componentes que, combinadas, dan lugar al concepto de diversidad. Una comunidad es tanto más diversa cuanto más especies contiene y la abundancia de éstas es más equitativa. Esta doble información se ve englobada en la conocida expresión de Shannon (LLOYD y GHELARDI 1964, TRAMER 1969), $H = - \sum p_i \log_e p_i$, que ya describimos en el anterior capítulo y ha sido la empleada para los cálculos de diversidad específica en el presente apartado. Sus ventajas e inconvenientes, así como los casos en que su aplicación es aconsejable, han sido ampliamente tratados por PIELOU (1966 a y b, pero ver MAY 1975). Siguiendo la sugerencia hecha por MAY (1975), fué calculado también un índice inverso de diver-

TABLA 16.— Valores de la diversidad específica y parámetros relacionados, en las dos parcelas de estudio. S, número de especies. ID, índice de dominancia (MACNAUGHTON y WOLF 1970). H, diversidad específica (expresión de Shannon, base e). J, equitabilidad ("evenness", PIELOU 1969). \bar{X} , valor medio anual. H_g , diversidad global calculada para una única muestra resultante de combinar todas las densidades mensuales. (*): en la parcela A, las cifras representadas en esta fila son valores medios de 03 y 04.1976.

M E S	A				B			
	S	ID	H	J	S	ID	H	J
03	18	64,1	1,88	0,65	-	-	-	-
04	18	48,0	2,22	0,77	13	43,1	2,25	0,88
05	20	52,1	2,21	0,74	18	61,4	1,93	0,67
06	19	34,7	2,39	0,81	18	42,6	2,32	0,80
07	16	34,7	2,31	0,83	-	-	-	-
08	18	43,6	2,22	0,77	15	35,4	2,29	0,84
09	17	53,4	2,02	0,71	21	41,8	2,41	0,79
10	15	58,2	1,89	0,70	18	50,8	2,04	0,71
11	14	57,5	1,98	0,75	15	54,5	1,96	0,72
12	13	57,3	1,97	0,77	12	59,4	1,78	0,72
01	13	65,2	1,69	0,66	15	62,6	1,84	0,68
02	13	57,6	1,89	0,74	18	62,7	1,94	0,67
03 (*)	17	52,3	2,14	0,75	16	49,0	2,16	0,78
\bar{X}	16,2	52,2	2,06	0,74	16,3	51,2	2,08	0,75
$\frac{H_g - H}{H_g}$		2,49 0,174				2,53 0,177		

sidad o "índice de dominancia" (ID) empleando la expresión de MCNAUGHTON y WOLF (1970):

$$ID = \frac{D_1 + D_2}{D_t} \cdot 100$$

en la que D_t = densidad de todas las especies combinadas y D_1, D_2 = densidades de las dos especies más abundantes.

1.— Cambios mensuales en diversidad y dominancia.

Para cada parcela de estudio fueron obtenidos los valores mensuales de H e ID empleando los datos de densidad contenidos en las Tablas 8 y 9. Los resultados se presentan en la Tabla 16 y se muestran gráficamente en la Figura 29. La diversidad específica de las comunidades de Passeriformes experimenta una marcada fluctuación a lo largo del año, con un máximo situado, aproximadamente, durante los meses estivales y un mínimo al comienzo del invierno. La variación es bastante regular y se desarrolla paralelamente en las dos parcelas estudiadas ($r_s = 0,668$, $p < 0,05$, $n = 11$). Podemos destacar asimismo la estrechísima coincidencia existente entre A y B en cuanto al valor medio anual de todos los parámetros relacionados con la diversidad (Tabla 16).

La dominancia (ID) sigue como cabría esperar un curso opuesto a la diversidad, con la cual se halla relacionada negativamente ($r_s = -0,982$, $p < 0,001$, $n = 11$, en A y B respectivamente). De ello resulta una apreciable simetría entre las gráficas de H e ID (Fig. 29), correspondiendo los máximos de diversidad a mínimos de dominancia, y viceversa. Los valores absolutos de ID nos muestran que, excepto durante el período 06-09, las comunidades estudiadas se hallan sometidas a una fuerte dominancia por parte de las especies más abundantes, existiendo un notable desequilibrio entre los efectivos numéricos de las distintas especies. El valor medio anual de ID (52,2 y 51,2 en A y B, Tabla 16) indica que la situación media es tal que las dos especies más abundantes representan algo más de la mitad de los individuos presentes de todas las especies combinadas.

Las especies que por su elevada densidad son responsables de este desequilibrio son *P. caeruleus* y *F. coelebs*, la última únicamente durante la época primaveral. Todas las especies restantes suelen mantenerse dentro de límites de densidad bastante discretos. Este hecho, aparte de ser expresado numéricamente por las cifras expuestas en las tablas antes citadas, es una llamativa realidad que se aprecia sin dificultad en el campo, donde se traduce en una monótona sucesión de observaciones de individuos pertenecientes a las dos especies anteriores.

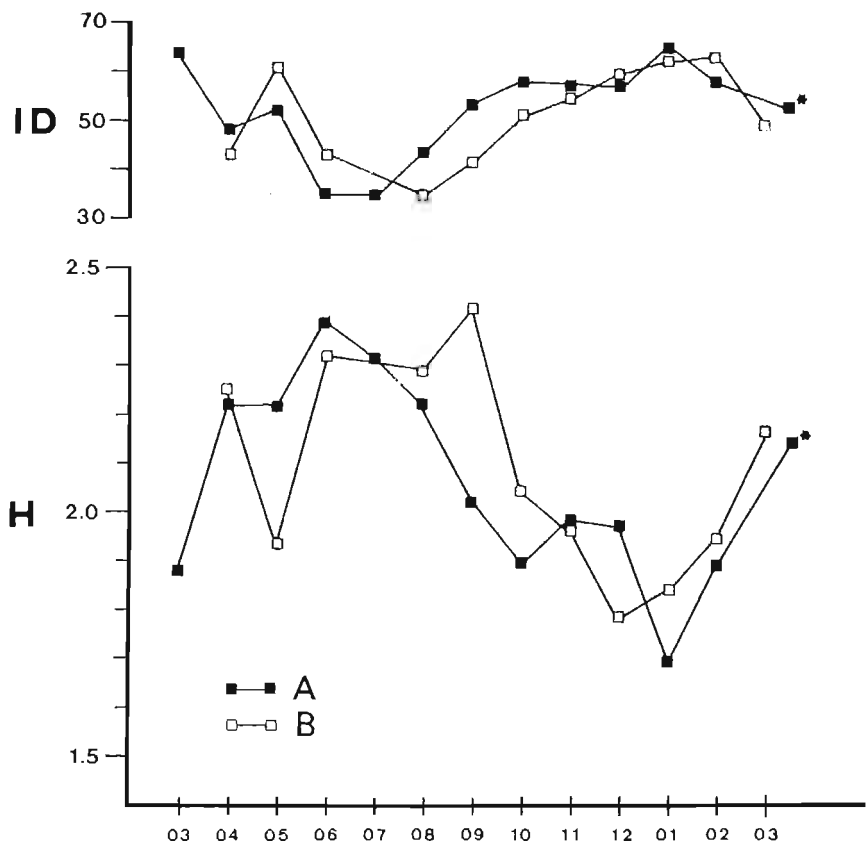


Figura 29.— Evolución anual de la diversidad específica (H) y la dominancia (ID) en las comunidades de Passeriformes de las parcelas A y B. Los puntos señalados con un asterisco (parcela A) representan valores medios de 03 y 04.1976.

La forma de las curvas resultantes de representar en una escala logarítmica la abundancia relativa de las especies integrantes de una comunidad, ordenadas de la más abundante hasta la más escasa ("curvas de importancia"), se ha utilizado habitualmente para estudiar el tipo de distribución matemática seguido por las abundancias relativas de las especies y las líneas generales del reparto de recursos en el seno de esa comunidad. WHITTAKER (1970, 1972) discute ampliamente el significado de los diversos perfiles que tales curvas pueden adoptar y MAY (1975), en su exhaustivo estudio teórico sobre los patrones de abundancia y diversidad, no parece oponer ninguna crítica al significado otorgado a dichos perfiles.

En la Figura 30 representamos las doce curvas de importancia mensuales para la parcela A. Por su gran similitud en todos los aspectos hemos omitido las de la parcela B. En conjunto y aunque hay algunos cambios mensuales, puede apreciarse que predominan las curvas de elevada pendiente, casi rectilíneas, reveladoras de la gran dominancia que ya hemos señalado anteriormente. Durante algunos meses el perfil se vuelve de pendiente algo más suave, pero siempre existe una fuerte tendencia a la verticalidad; tanto las especies más abundantes de la comunidad como las más raras lo son en exceso.

Es evidente que las curvas no obedecen a una distribución de MacArthur o "broken-stick" (MACARTHUR 1957), la cual originaría perfiles mucho menos verticales, reflejo de un menor desequilibrio entre las especies más raras y las más abundantes (ver curvas en WHITTAKER 1970 y MAY 1975). Nuestras curvas se hallan más bien en una posición intermedia entre las correspondientes a una distribución lognormal y una serie geométrica, estando más cerca de una u otra según los meses, pero conservando siempre ciertas componentes de ambas.

La proximidad de nuestras curvas de importancia a una serie geométrica revelan una situación relativamente simple en la cual la abundancia relativa de las especies está controlada por un único factor (WHITTAKER 1970, MAY 1975). No obstante, su tendencia hacia la distribución lognormal indica una cierta heterogeneidad en el conjunto de las especies tratadas. Situaciones muy similares a la nuestra han sido descritas por HOGSTAD (1975) para un grupo de comunidades nidificantes escandinavas en bosques caducifolios boreales, sometidas a una fuerte dominancia y en las cuales la tendencia general es hacia curvas muy rectilíneas y pendientes, características de series geométricas. Dicho autor explica este hecho por lo riguroso y adverso del medio y su pobreza en especies. En nuestro caso, lo simple del hábitat puede ser una causa de la tendencia a la serie geométrica, pero su proximidad a la distribución lognormal nos refleja un cierto grado de heterogeneidad en las características ecológicas de las especies y por tanto una determinada complejidad (WHITTAKER 1970).

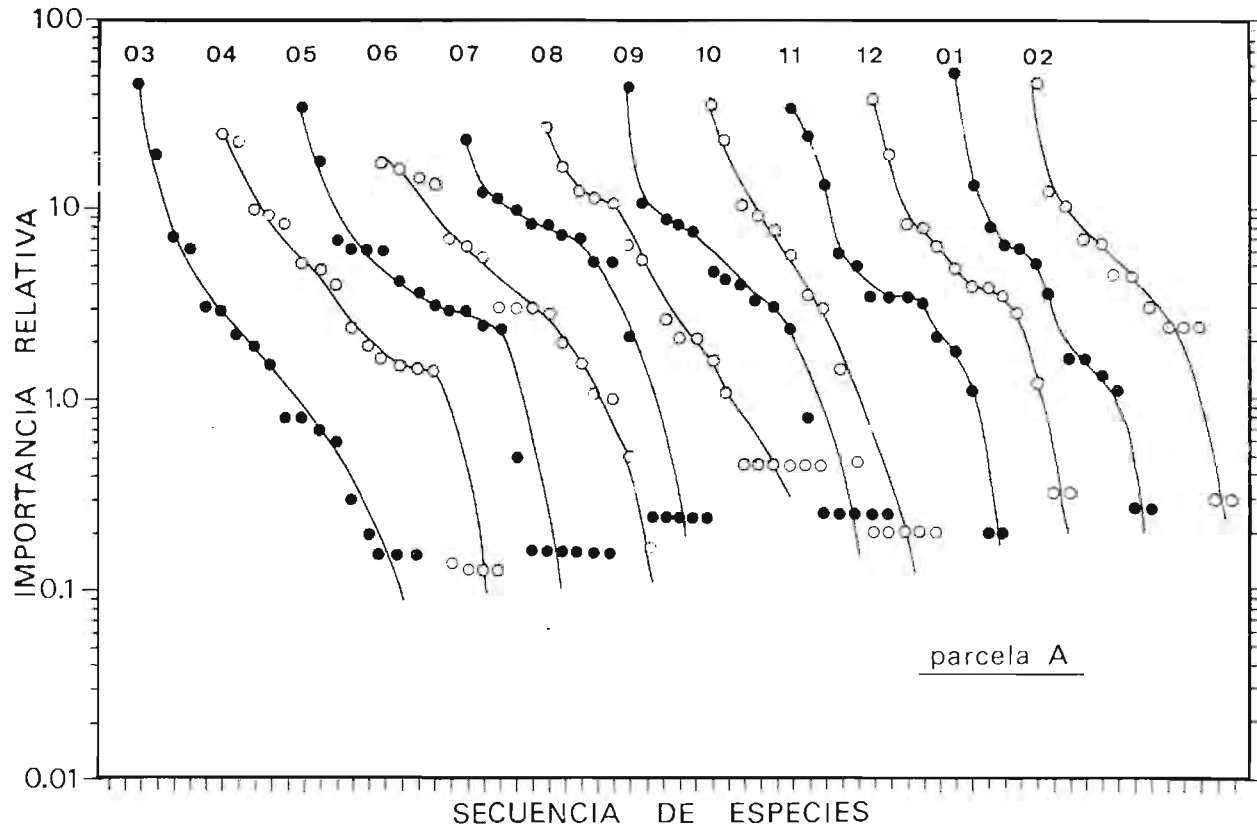


Figura 30.— Curvas mensuales de importancia relativa (en porcentaje) para la comunidad de Passeriformes de la parcela A. En cada curva el punto más alto representa la especie más abundante y el más bajo la más escasa.

En todas las ocasiones que se ha hecho uso de los perfiles de abundancia relativa como modo de investigar características estructurales de comunidades, se ha hecho aplicando el método a situaciones momentáneas o estables y ningún autor se ha planteado el problema de considerar una comunidad en fases sucesivas de su evolución estacional. Si distintos meses ofrecen curvas de importancia con formas diferentes, ¿qué interpretación cabe dar a estos cambios temporales en la distribución de las abundancias específicas relativas?. En nuestro caso particular, todas las curvas mensuales obedecen a las mismas características esenciales, a pesar de algunos cambios que tienen lugar en el número e importancia relativa de las especies más escasas.

La estructura puramente física del hábitat ha de imponer unos límites efectivos a las posibilidades de utilización del espacio y condicionar de algún modo las abundancias relativas de las distintas especies, en el probable supuesto que cada especie utilice el hábitat de un modo característico y posca unas peculiaridades ecológicas propias. De este modo, cabe esperar que una vez fijadas las características estructurales de un hábitat y suponiendo que éstas no varían sustancialmente a lo largo del año, se halla también efectivamente limitada la gama de posibles curvas de importancia que distintas comunidades temporales pueden producir explotando ese hábitat invariable. Tiende a apoyar esta idea el hecho de que por nuestras comunidades de estudio trasiegan al cabo del año un elevado número de especies temporales, con muy dispares características ecológicas y que configuran comunidades cualitativamente muy distintas, pero ello no afecta de modo sustancial al perfil de las curvas de importancia. Esto no debe suceder probablemente en comunidades asentadas en hábitats que sufran una elevada estacionalidad a lo largo del año, ya que en este caso la estructura física del hábitat, vista por las aves, debe experimentar importantes alteraciones. Más adelante comprobaremos que esta última suposición es correcta, ya que comunidades situadas en el norte de Europa y sometidas a una fuerte estacionalidad climática que se traduce en una simplificación temporal del hábitat durante los períodos adversos, experimentan grandes cambios anuales en sus valores de dominancia (Fig. 32). Presumiblemente estos cambios han de ir acompañados de alteraciones importantes en los perfiles de sus curvas de importancia relativa.

La componente temporal (intermensual) de la diversidad total anual (H_g) fué calculada por el mismo método empleado en el capítulo dedicado a los insectos y haciendo uso de las propiedades aditivas de H que allí señalamos. La magnitud de dicha componente es poco elevada y prácticamente idéntica en ambas parcelas (17.4 y 17.7% en A y B, respectivamente, Tabla 16). Este resultado puede parecer inesperado a primera vista, sobre todo teniendo en cuenta el intenso reemplazamiento específico que se produce a lo largo del año y que señalamos anteriormente (Fig. 16). Sin embargo, las numerosas es-

pecies de presencia temporal, responsables de este elevado reemplazamiento cualitativo, no alcanzan en ningún caso densidades importantes, estando dominada numéricamente la comunidad por las especies de presencia constante (Fig. 24). La identidad, número y proporciones relativas de éstas sufren pocas variaciones de un mes a otro, así como su significación total dentro del conjunto, por lo que sus proporciones relativas dentro de la distribución anual de abundancias son muy parecidas a las sucesivas situaciones mensuales. Este hecho, unido a la escasa influencia que las especies de baja densidad tienen sobre el índice de diversidad utilizado, explican la débil contribución que la componente temporal hace a la diversidad anual. La escasa significación de la componente temporal de la diversidad, justamente la mitad de la hallada para las comunidades de insectos, nos indica que la conformación temporal de ambas comunidades obedece a factores diferentes y se lleva a cabo mediante mecanismos distintos.

2.-- *Estudio comparativo y relación con otras zonas continentales.*

Dos aspectos diferentes van a ser tratados en este apartado, dedicado a analizar la posición relativa de nuestras comunidades en función de sus valores de diversidad y parámetros asociados. Por una parte, estudiaremos la relación que guarda con otras comunidades en cuanto a los valores absolutos de diversidad y dominancia durante la época de nidificación. Por otra, analizaremos comparativamente la evolución estacional seguida por dichos parámetros. Esta dicotomía no obedece a razones más poderosas que las derivadas de las disponibilidades reales de material bibliográfico de comparación, las cuales son resultado del enfoque restringido que los estudios de diversidad han seguido hasta la fecha. Toda la voluminosa literatura que analiza de mil maneras los problemas de la diversidad en comunidades de aves se centra exclusivamente en la época de nidificación.

Durante la época de nidificación la diversidad específica es una variable que depende fuertemente de la complejidad estructural del hábitat en su dimensión vertical. Cuanto mayor es la diversidad en la estratificación vertical del hábitat, mayor es a su vez la diversidad específica de la comunidad de aves. Aunque recientemente algunos autores han encontrado situaciones en las cuales esta relación parece no cumplirse con exactitud (CAROTHERS et al. 1974, WILLSON 1974, TOMOFF 1974), existe abundante evidencia que demuestra su validez en un gran número de hábitats de Europa, América y Australia (MACARTHUR y MACARTHUR 1961, MACARTHUR 1964, MACARTHUR et al. 1966, RECHER 1969, KARR y ROTH 1971, BLONDEL et al. 1973). Por la altura de sus árboles (aprox. 5-10 metros) y el tipo de estratificación (esencialmente biestratificado), el hábitat que hemos estudiado se sitúa en una posición intermedia entre los bosques caducifolios pluriestratifica-

dos y las zonas de matorral con estrato único. Cabe también esperar por tanto, teniendo en cuenta la relación señalada arriba, una posición intermedia entre ambos tipos de hábitat en cuanto a la diversidad específica de su avifauna durante la época de nidificación.

Con objeto de situar de modo general nuestras comunidades, recogemos en la Tabla 17 los valores medios de diversidad (H), equitabilidad (J) y número de especies (S) registrados durante el período de nidificación en distintas categorías de hábitats americanos (TRAMER 1969). Dichos valores reflejan comunidades completas de aves, no sólo Passeriformes, por lo que no son estrictamente comparables a los nuestros. No obstante, el efecto de dicha diferencia debe ser apreciable sobre todo en los valores de S y J, ya que las especies poco abundantes (no Passeriformes) afectan poco a la magnitud de H. Con esta salvedad, podemos afirmar que en cuanto al número de especies nidificantes, las parcelas A y B se sitúan al nivel que cabría esperar según la estructura vertical de su vegetación, es decir, entre el matorral y los bosques caducifolios típicos. Sus valores de diversidad y equitabilidad son sin embargo muy inferiores a los esperados de acuerdo con la ordenación de hábitats expuesta (Tabla 17).

TABLA 17.— Resumen de los valores medios de la diversidad específica (H), equitabilidad (J) y número de especies (S) de las comunidades de aves nidificantes en nuestras dos parcelas de estudio y en distintos hábitats americanos dispuestos en orden de creciente complejidad estructural (TRAMER 1969). Las cifras correspondientes a A y B son los valores medios para 03, 04 y 05. N, tamaño de la muestra para cada tipo de hábitat. (1), terrenos montañosos, (2), llanuras fluviales. Las cifras originales de diversidad de TRAMER (op. cit.) han sido transformadas para obtener valores de H en base *e* comparables a los nuestros.

Habitat	N	\bar{H}	\bar{J}	\bar{S}
Marismas	15	1,24	0,72	6,3
Praderas	38	1,34	0,84	5,7
Matorral	26	2,18	0,85	14,1
Coníferas	51	2,45	0,88	17,4
Caducifolios (1) ..	62	2,65	0,88	20,9
Mixtos	30	2,72	0,89	21,9
Caducifolios (2) ..	18	2,82	0,90	24,2
Selva	21	3,63	0,92	55,1
parcela A		2,11	0,73	18,2
parcela B		2,09	0,78	15,5

Recordando aquí que la medida de diversidad engloba información sobre la riqueza específica (S) y la equitabilidad (J), puede sugerirse que si nuestra área de estudio posee menos diversidad de la que correspondería para el número de especies que coexisten en ella, esto es debido a que la segunda componente (J) contribuye a la diversidad menos de lo esperado. Esto equivale a afirmar que para el número de especies nidificantes que las componen, nuestras comunidades presentan una dominancia excesiva. A continuación pasamos a explorar en mayor detalle esta posibilidad.

Dejemos ahora a un lado la diversidad como parámetro descriptivo único y consideremos por separado sus dos componentes, riqueza específica (S) y una medida inversa de equitabilidad, la dominancia (ID). Empleamos ID en lugar de J con la intención de eliminar las posibles inconsistencias derivadas del uso de este último índice (PEET 1975). ID presenta además mayor facilidad para el cálculo a la hora de reunir datos procedentes de fuentes heterogéneas. Aparte de esto, usar uno u otro índice no parece tener demasiada transcendencia a la vista de la fuerte correlación existente entre ambas medidas demostrada arriba. En la Figura 31 representamos los valores de ID y S para 53 comunidades nidificantes de Passeriformes en diversos hábitats europeos, distribuidos por una amplia zona geográfica latitudinal. A efectos prácticos, los hábitats fueron clasificados en tres grandes grupos, en función de su complejidad estructural (bosques caducifolios o mixtos, coníferas y herbáceos-matorral). Los valores de dominancia muestran una clara trayectoria descendente al aumentar el número de especies de Passeriformes que integran la comunidad (Fig. 31). Esta variación es muy consistente en la muestra estudiada. En perfecto acuerdo con las predicciones teóricas (MAY 1975, Fig. 9, p. 101), la disminución de ID no es lineal, sino que tiende a alcanzar un nivel mínimo a partir del cual los sucesivos incrementos en el número de especies no afectan prácticamente a la magnitud de ID. El índice de dominancia, d , usado por dicho autor, aunque ligeramente distinto, es esencialmente comparable a nuestro ID.

La Figura 31 muestra también la ordenación sucesiva seguida por los tres grupos de hábitats a lo largo de la curva ID (S). A medida que se incrementa la complejidad estructural, aumenta el número de especies coexistentes y disminuye la dominancia.

Frente a todo el conjunto de comunidades nidificantes europeas, cuya relación ID-S obedece a una tendencia de variación única a pesar de lo heterogéneo de su origen geográfico, nuestras comunidades nidificantes A y B ocupan una posición netamente diferenciada. Para el número de especies que las integran, sus valores de ID son anormalmente elevados en relación con las restantes comunidades representadas en la Fig. 31. Si consideramos A y B no sólo durante el período de nidificación sino en todo su campo de variación anual

sobre el plano ID-S, esta fuerte dominancia, característica frente al resto de las comunidades, sigue siendo igualmente observable.

Con respecto al número de especies nidificantes, A y B ocupan la zona inferior del campo de variación de los hábitats forestales, muy por debajo de los bosques caducifolios. Como ya vimos anteriormente (Fig. 21), esta posición relativa la ocupan también en cuanto a su densidad total de individuos nidificantes.

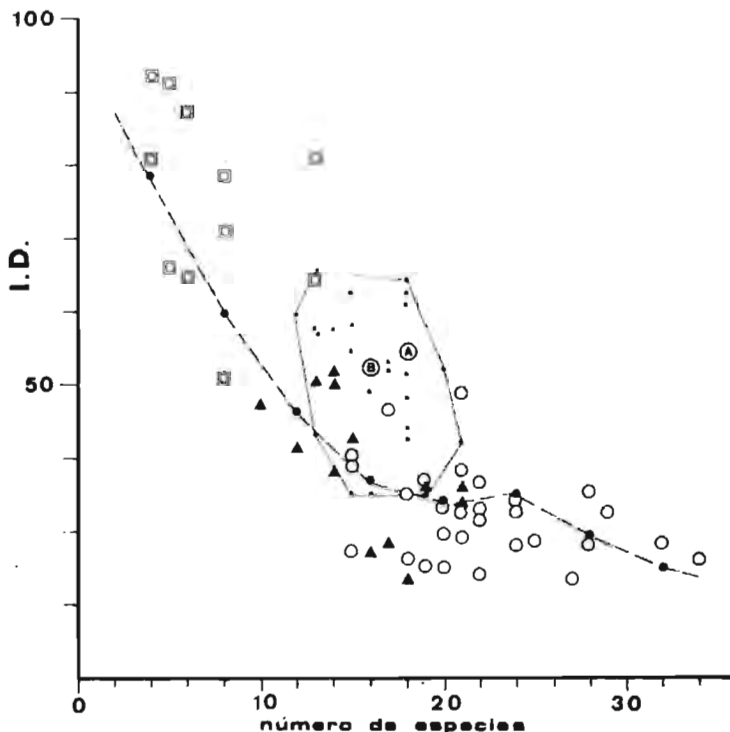


Figura 31.— Distribución de 53 comunidades europeas de Passeriformes nidificantes en el plano definido por ID (dominancia) y S (número de especies coexistentes). Los dobles cuadrados representan comunidades de praderas y matorral, los triángulos bosques de coníferas y los círculos vacíos bosques caducifolios y mixtos. Las medias de 03, 04 y 05 en nuestras parcelas de estudio se representan por las letras correspondientes y las situaciones mensuales de las mismas se expresan mediante pequeños círculos negros. La línea cerrada de puntos define el campo de variación anual de las comunidades A y B en el plano ID-S. La línea discontinua de trazo y punto une las medias móviles de ID para distintos intervalos de S (puntos negros gruesos). Las comunidades europeas representadas se distribuyen a lo largo de Suecia, Noruega, Finlandia, Polonia, Suiza, Francia y España (HOGSTAD 1968, LELOUARN 1968, THIOLLAY 1968, BLONDEL 1969 c, FROCHOT 1971 a, PURROY 1972, CONSTANT et al. 1973, MRUGASIEWICZ 1974, WILLIAMSON 1974, RØV 1975, JARVINEN y SAMMALISTO 1976, MYRBERGET et al 1976, ULFSTRAND 1976, ZOLLINGER 1976).

En las pocas comunidades europeas para las que hemos dispuesto de información apropiada, la dominancia y el número de especies sufren cambios de variable importancia a lo largo del año. En la Fig. 32 se comparan las posiciones invernal y primaveral sobre el plano ID-S de dos comunidades de Passeriformes escandinavas y cuatro francesas. Para conseguir mayor claridad hemos prescindido de todos los valores mensuales y comparado únicamente las situaciones extremas medias que se producen en cada hábitat a lo largo del ciclo anual. La distancia entre dichos puntos, medida sobre el plano ID-S, nos da una idea de la intensidad de fluctuación anual de estos dos parámetros en cada comunidad.

Un aspecto interesante que surge de la Fig. 32 es que los puntos correspondientes a la época invernal siguen cumpliendo aparentemente la misma relación ID-S que durante la primavera, distribuyéndose sobre la misma región del plano. Se altera sin embargo su posición relativa respecto a la zona de éste que le correspondería de acuerdo con su tipo de hábitat, ya que en condiciones invernales los parámetros ID y S de una comunidad dada son inferiores a los obtenidos durante la primavera y se parecen más a los de un hábitat más simple en la época de nidificación. Esto se traduce en un general desplazamiento hacia la izquierda de todos los puntos, mediante el cual la situación invernal de las comunidades forestales se aproxima a la posición primaveral de las comunidades de vegetación monoestratificada.

Podría afirmarse, estableciendo un fácil paralelismo, que el empobrecimiento invernal de especies parece equiparable al producido por una simplificación estructural del hábitat. Esto se imagina fácilmente en el caso de los bosques caducifolios (pérdida invernal de las hojas) y los de coníferas nortños (persistente recubrimiento del suelo y la vegetación por la nieve), los cuales sufren durante el invierno una evidente simplificación del hábitat en cuanto a sus posibilidades de utilización por las aves. Cuatro de las seis comunidades representadas en la Fig. 32 (trayectorias oblicuas u horizontales) pertenecen a las categorías anteriores y las dos restantes, bosques de pinos en Bretaña sin aparente simplificación invernal, muestran precisamente una trayectoria vertical que revela apreciable constancia en el número de especies. Nuestras parcelas A y B se asemejan más a estas últimas y presentan escasa variación entre los extremos primaveral e invernal.

Si tomamos la longitud del segmento que une las posiciones primaveral e invernal como una medida de fluctuación anual de las comunidades, puede apreciarse en la Fig. 32 un claro gradiente latitudinal en dicha magnitud. La mayor oscilación tiene lugar en las dos comunidades noruegas, disminuyendo en las cuatro francesas y siendo mínima en nuestras dos parcelas de estudio. Si recordamos aquí lo que vimos al estudiar la evolución geográfica del porcentaje primaveral de migrantes, podremos comprobar que este último pará-

metro y la intensidad de fluctuación de la comunidad media sobre el plano ID-S siguen la misma tendencia de variación en Europa occidental. Las comunidades situadas más al norte están compuestas en primavera de una elevada proporción de migrantes y experimentan una intensa fluctuación anual. Ambas variables disminuyen hacia el sur, de modo que nuestras comunidades de estudio, extremo de variación en el gradiente latitudinal, presentan a la vez un bajo porcentaje primaverales de migrantes y sufren los cambios anuales más pequeños en el plano ID-S.

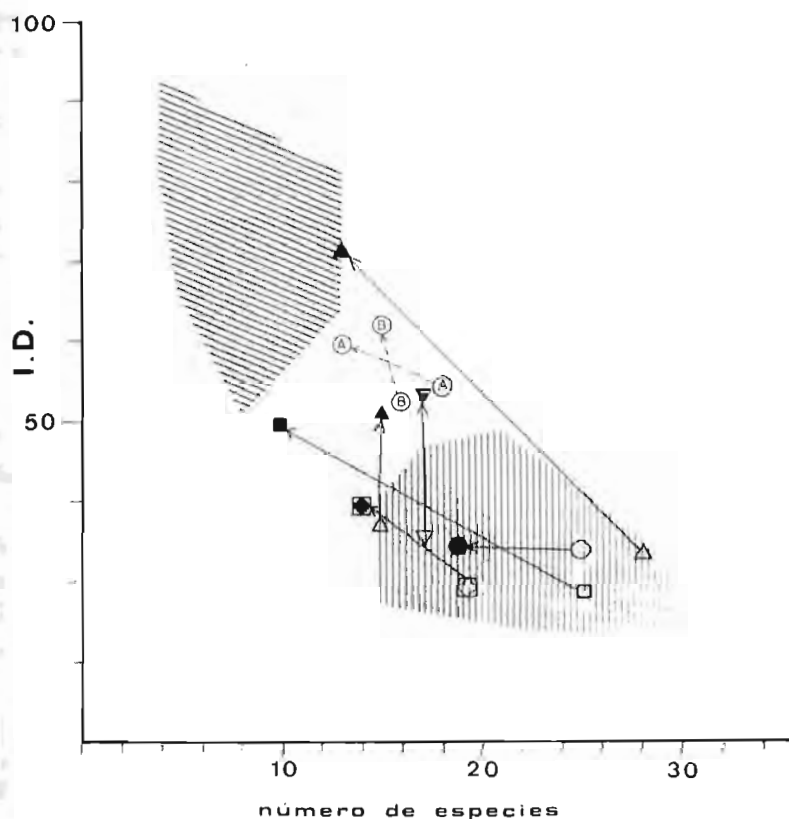


Figura 32.— Variación anual de la dominancia (ID) y el número de especies coexistentes en seis comunidades europeas de Passeriformes y nuestras parcelas A y B. Los símbolos vacíos (origen de las flechas) representan la situación media durante la época de nidificación; los correspondientes símbolos llenos (extremo de las flechas) expresan la media invernal (12, 01, 02). Las tres superficies poligonales rayadas o punteadas son el campo de variación de los valores primaverales en cada uno de los tres grupos de habitats considerados (Fig. 31). Las comunidades representadas corresponden a habitats forestales en Noruega (HOGSTAD 1967) (triángulo y cuadrado más extremos) y Francia (FROCHOT 1971 b, EYBERT 1973).

Estos paralelismos tienden a consolidar los resultados anteriores y a caracterizar con más propiedad los gradientes geográficos que indudablemente existen en la organización de las comunidades europeas de Passeriformes y que hasta ahora han permanecido absolutamente inexplorados. A pesar de que algunos intentos de análisis a un nivel geográfico muy amplio han demostrado interesantes tendencias latitudinales en algunas comunidades (HERRERA 1974 b, HERRERA e HIRALDO 1976), este tipo de estudios sintéticos no ha gozado de mucha difusión en nuestro continente. Muchos de los resultados que hemos ido presentando en este capítulo sugieren la existencia de una clara gradación norte-sur en determinados aspectos de las comunidades europeas de Passeriformes y revelan la naturaleza de extremo que por su situación geográfica tienen nuestras zonas de estudio. El estudio de las respuestas de comunidades ante gradientes de variables ambientales a diversas escalas espaciales ha aportado mucho a la teoría ecológica actual (ver WHITTAKER 1970, Cap. 3), por lo que serían de desear análisis globales de la abundante bibliografía existente sobre comunidades europeas de aves, dilucidando los gradientes continentales existentes para comprender mejor los mecanismos subyacentes en su configuración.

Resumen

Varios puntos han quedado suficientemente documentados a lo largo del capítulo anterior y son los que resumimos brevemente en este apartado. Algunos de ellos se refieren estrictamente a las características locales y particulares de las comunidades estudiadas, mientras que otros adquieren sentido dentro de un contexto geográfico más general y están relacionados con características de las comunidades de estudio que difieren de las que ocupan otras regiones o tipos de hábitat. Para comprender más exactamente los fenómenos locales hemos creído necesario comparar nuestros resultados con los de otras regiones y así se ha hecho repetidamente a lo largo de la exposición anterior.

A nivel puramente local, ha quedado demostrada la existencia de continuos cambios en el seno de la comunidad a lo largo del año que afectan a la identidad de las especies presentes, abundancia global y diversidad específica. Una consecuencia de ello es que la estructura trófica experimenta apreciables cambios estacionales, si bien se mantiene continuamente un fuerte predominio numérico de los insectívoros (consumidores secundarios). Cualitativamente, la comunidad se compone de un reducido grupo de especies de permanencia constante al cual se superpone en todo momento una fracción de especies temporales cuya identidad taxonómica sufre continuos e intensos cambios mensuales. Numéricamente, la comunidad está siempre dominada sin embargo por individuos de las especies constantes, los cuales constituyen alrededor del 75% del total.

El ciclo anual es internamente heterogéneo respecto a la intensidad de las transiciones cualitativas y existen tres fases bien definidas en cuanto a la composición de las comunidades; éstas corresponden, aproximadamente, a otoño-invierno, primavera y verano. La máxima inestabilidad tiene lugar durante el verano, mientras que la fase más estable es indudablemente otoño-primavera, correspondiente al período de lluvias y que también muestra apreciable constancia en los valores de densidad total. La estabilidad durante la época lluviosa es compartida también por las comunidades que habitan la sabana senegalesa y fué igualmente demostrada en un capítulo anterior para las comunidades de insectos trampeadas durante nuestro estudio. La similitud del perfil anual de la densidad entre nuestras comunidades y la senegalesa estudiada por MOREL y MOREL (1974) nos habla de la importancia del período de lluvias como aparente elemento sincronizador en la evolución anual de la abundancia.

En cuanto a las relaciones con otras comunidades, las que hemos estudiado ofrecen interesantes peculiaridades que les confieren una marcada individualidad, así como también aspectos comunes que pueden servirnos para completar líneas de variación en el continente europeo que hasta ahora han permanecido mal definidas por falta de información en los hábitats mediterráneos. Con respecto a la densidad total de Passeriformes nidificantes, los encinares estudiados superan a las comunidades de matorral, pero son inferiores a todos los demás tipos de bosques europeos (coníferas, caducifolios y mixtos). Esta posición intermedia está probablemente relacionada con las características estructurales también intermedias que ofrece la vegetación. La diversidad específica durante el período primaveral es baja para el número de especies que coexisten, siendo responsable de este efecto la elevada dominancia que ejercen sobre el conjunto unas pocas especies abundantes. Esta es una característica que distingue especialmente a nuestras comunidades de estudio frente al resto de las europeas de hábitats forestales.

Respecto a otras comunidades europeas de Passeriformes nidificantes, los encinares estudiados albergan una proporción muy pequeña de migradores transaharianos. Ello puede explicarse dentro de una tendencia latitudinal a escala continental que conduce desde los elevados valores del porcentaje primaveral de migrantes en las comunidades boreales hasta las exiguas proporciones de las comunidades mediterráneas. A la vista de la información reunida, parece admisible pensar que dicha tendencia latitudinal, de la que nuestra área de estudio constituye un extremo de variación, está motivada por cambios geográficos asociados con la estacionalidad del ciclo anual.

LA COMUNIDAD DE PASSERIFORMES. II. EMPLEO ESTRUCTURAL DEL ESPACIO

Introducción

Como ha podido ser demostrado anteriormente, existen notables cambios cualitativos y cuantitativos en las comunidades estudiadas a lo largo del ciclo anual, alterándose apreciablemente su composición de unas épocas del año a otras. Aunque existe un pequeño grupo de especies cuya presencia es permanente, el conjunto de especies coexistentes en un momento determinado se completa siempre por un cierto número de especies de presencia temporal que se superponen espacialmente a las primeras. Desde un punto de vista teórico este fenómeno plantea interesantes problemas, ya que cabe suponer que los cambios cualitativos en composición han de guardar una cierta relación con cambios estructurales en el seno de la comunidad. Si estos cambios no se producen la alternativa sería igualmente interesante, ya que ello supondría hallar una evidencia en favor de la existencia de mecanismos de homeostasis inherentes a la comunidad y capaces de regular las relaciones interespecíficas bajo distintas circunstancias ambientales. Por otra parte, la escasa persistencia cualitativa y cuantitativa no es exclusiva de nuestra área de estudio, ya que está ampliamente documentada para muchas otras comunidades de aves en latitudes templadas (p. ej. ANDERSSON 1972, HOLMES y STURGES 1973, EYBERT 1973), por lo que nuestros resultados se podrían incluir dentro del contexto de un fenómeno generalizado y de amplia presentación geográfica.

Numerosos estudios de campo han demostrado la existencia de reajustes estructurales en comunidades de vertebrados y muchos de estos han recibido incluso una nomenclatura específica (ver p. ej. MACARTHUR et al. 1972, DIAMOND 1970, TERBORGH y FAABORG 1973, YEATON y CODY 1974). En dichos estudios generalmente se comparan comunidades separadas geográficamente (usualmente islas y tierra firme) que muestran diferente composición específica, manteniéndose fijo el factor temporal. En el presente trabajo mantenemos constante el espacio y efectuamos comparaciones usando el

tiempo como variable. Sin embargo, nuestra escala temporal es de un orden muy inferior a la implicada en los estudios mencionados arriba, en los cuales se analizan resultados evolutivos que son el extremo final de procesos muy largos a nivel de comunidad.

Nuestro enfoque se enfrenta con fenómenos de dimensión temporal exigua, pero cruciales en la modelación constante de las comunidades, siendo de gran interés para comprender mejor los factores que regulan las relaciones de coexistencia. Los posibles mecanismos homeostáticos que actúen a nivel intermensual deben ser tenidos como un nivel de integración inferior dentro de los procesos temporales de mayor importancia global en la perpetuación de poblaciones y comunidades, aunque no por ello de menor significación, ya que el tiempo es una variable eminentemente continua y la existencia de una especie a lo largo de siglos es tan sólo el fruto de su persistencia continua a lo largo de semanas o meses.

A pesar de su indudable transcendencia, sólo unos pocos estudios recientes han analizado la evolución temporal de las relaciones interespecíficas en comunidades completas o fracciones de ellas. CROME (1975) analiza los cambios estacionales en la intensidad de superposición alimenticia experimentadas en el seno de un grupo de palomas frugívoras de Australia. M' CLOSKEY (1976) y MESERVE (1976) siguen la evolución anual de las relaciones interespecíficas en selección de hábitat en comunidades de micromamíferos. Por último, ULFSTRAND (1976) estudia las diferencias de utilización del hábitat entre verano e invierno en una comunidad escandinava de Passeriformes. La escasa información que estos pocos trabajos han podido aportar sugiere que el estudio estructural de las comunidades a lo largo del tiempo puede proporcionar interesante información acerca de los factores y procesos que operan en la conformación de las comunidades de vertebrados.

Métodos

1.— Generalidades.

En una primera aproximación al problema, el método que hemos seguido para estudiar estructuralmente las comunidades de Passeriformes se ha basado principalmente en el análisis de la utilización de las distintas partes del hábitat por cada una de las especies y su variación a lo largo del ciclo anual.

Tal como se explicó detalladamente en el apartado correspondiente a metodología, se contabilizó el tiempo en segundos que cada especie pasaba buscando alimento en cada una de las zonas estructurales en que fué dividido el hábitat. Aunque la medida del tiempo como una aproximación a la intensidad de utilización muestra ciertos puntos susceptibles de crítica, este procedi-

miento parece ser el más asequible y el que proporciona al observador mayores posibilidades de obtener datos en cierta cantidad durante períodos de tiempo cortos. En los últimos años ha sido empleado por diversos autores en estudios de índole similar al nuestro y sus resultados pueden considerarse que reflejan adecuadamente la realidad (MACARTHUR 1958).

Dada la imposibilidad material de conseguir suficiente cantidad de datos en períodos más cortos, la unidad de tiempo que hemos considerado ha sido el mes calendario, analizando para cada uno de ellos el empleo del hábitat por las distintas especies. Las posibles variaciones intramensuales deben haber sido suficientemente compensadas al combinar para cada mes los datos obtenidos en las dos visitas mensuales, las cuales estuvieron adecuadamente espaciadas.

En cada mes y para cada parcela de estudio (A y B) se realizaron tres análisis diferentes de la utilización espacial del hábitat por las especies coexistentes:

- Empleo del hábitat en su dimensión vertical.
- Empleo del hábitat considerando éste subdividido en zonas estructurales (descritas en el apartado dedicado a métodos).
- Empleo del hábitat englobando la doble información anterior y estudiando la utilización de zonas estructurales y altura sobre el suelo, ambas combinadas.

En cada análisis se obtuvo la amplitud de utilización de cada especie referida a los recursos espaciales considerados en cada caso, así como los valores de superposición o solapamiento entre todos los pares de especies coexistentes.

El conjunto de especies estudiadas para cada mes es inferior al total de especies efectivamente registradas durante ese mes, ya que las especies de escasa densidad no proporcionaron suficiente cantidad de datos para ser incluidas en el análisis. En la Tabla 18 resumimos para las dos parcelas los porcentajes que suponen las fracciones estudiadas frente a la comunidad total. Puede apreciarse que en número de individuos se cubre en promedio el 94 y 86 % del total en A y B respectivamente. En número de especies la proporción es inferior (68 y 61 %). Las especies ignoradas en cada mes presentan por tanto una importancia muy escasa dentro de la comunidad en cuanto a sus efectivos, sobre todo en A, por lo que creemos que el hecho de no considerarlas no ha de desvirtuar mucho los resultados. Por otra parte y por la misma distribución relativa de las abundancias específicas, al estudiar cualquier comunidad hemos siempre de encontrar un cierto número de especies poco abundantes para las que no será posible conseguir información suficiente; ésta se lograría mediante un aumento en la intensidad de muestreo, pero ello serviría además para hacer aparecer nuevas especies, también poco abundantes como las primeras y hasta entonces ignoradas (PRESTON 1948).

2.— *Amplitud y solapación.*

Los conceptos de “amplitud” y “solapación” se refieren casi invariablemente al concepto asociado de nicho ecológico y se hallan ampliamente descritos en la bibliografía ecológica de los últimos lustros (ver p. ej. LEVINS 1968), por lo que no vamos a detenernos en su análisis conceptual ni en exponer detalladamente su significado. Esencialmente, la “amplitud ecológica” o amplitud del nicho ecológico de una especie es una medida inversa de su grado de especialización con respecto al conjunto de recursos que se consideren. La “solapación” o solapamiento es una medida del grado de superposición o coincidencia mostrado por dos especies en su utilización respectiva de dichos recursos o, en otras palabras, refleja el grado de similaridad ecológica en cuanto al empleo de un recurso determinado. La relación efectiva entre los valores de solapación interespecífica y los coeficientes de competencia incluidos en las ecuaciones diferenciales de Lotka-Volterra que describen el crecimiento de poblaciones monoespecíficas no está clara, existiendo ciertas discrepancias entre los criterios de distintos autores (SALE 1974). Por el momento, tomaremos las medidas de solapación como simples índices que reflejan el grado de coincidencia ecológica, sin más implicaciones de tipo competitivo.

TABLA 18 — Porcentajes del total real de especies e individuos que representa la fracción de las comunidades (núm. muestral) que ha sido estudiada en el análisis de utilización del hábitat del presente capítulo.

M e s	Parcela A			Parcela B		
	Nº - mue- stral	% Esp.	% Ind.	Nº - mue- stral	% Esp.	% Ind.
03	10	55,6	92,3	-	-	-
04	13	72,2	95,2	7	53,8	72,7
05	13	65,0	93,3	10	61,1	87,9
06	12	63,2	88,6	8	44,4	73,5
07	10	62,5	97,4	-	-	-
08	14	77,8	94,1	10	66,7	83,3
09	12	70,6	97,7	10	47,6	81,5
10	9	60,0	96,1	11	61,1	89,3
11	8	57,1	91,7	11	73,3	93,5
12	10	76,9	94,9	11	91,7	99,5
01	10	76,9	97,6	8	53,3	83,6
02	10	76,9	95,5	9	50,0	92,3
03	-	-	-	11	68,8	88,2
-						
X		67,9	94,5		61,1	85,9

Hasta la fecha han sido descritos numerosos índices para medir objetivamente la amplitud ecológica a lo largo de un recurso y la solapación entre pares de especies coexistentes (HORN 1966, LEVINS 1968, COLWELL y FULTYMA 1971, PIELOU 1972, SCHOENER 1974). Muchos de ellos son bastante simples en su cálculo y parten de datos que refieren para cada especie la intensidad de utilización de un recurso determinado dentro de un conjunto de recursos potencialmente utilizables.

Sea p_{ih} un estimador de la probabilidad que la especie i utilice el recurso h en una unidad de tiempo, siendo $i = 1, 2, \dots$ s = número de especies coexistentes y $h = 1, 2, \dots$ k = número de recursos considerados. La mayoría de los índices simples pueden referirse a la notación anterior y a continuación exponemos algunos de ellos, designando por B_i la amplitud de la especie i y por a_{ij} la solapación entre i y j . Todos los sumatorios son en el subíndice h , desde $1, \dots, k$, por lo que se ha omitido éste de las expresiones.

— MACARTHUR y LEVINS (1967) y LEVINS (1968).

$$B_i = 1 / \sum p_{ih}^2, \text{ o también}$$

$$B_i = - \sum p_{ih} \log p_{ih}$$

$$a_{ij} = \frac{\sum p_{ih} p_{jh}}{\sum p_{ih}^2}$$

— SCHOENER (1970)

$$a_{ij} = 1 - 1/2 \sum |p_{ih} - p_{jh}|$$

— PIANKA (1973)

$$a_{ij} = \frac{\sum p_{ih} p_{jh}}{\sqrt{\sum p_{ih}^2 + \sum p_{jh}^2}}$$

Existen otros índices igualmente simples, como los de MORISITA (1959) y HORN (1966), y también versiones modificadas de alguno de los anteriores, como el empleado por FUENTES (1976). Su excesiva simplicidad, que puede representar una mayor facilidad de cálculo, lleva inherente un cierto grado de inexactitud, derivado principalmente de considerar todos los recursos igualmente abundantes e importantes para las especies y que en el cálculo de cualquier valor para una especie o par concretos no intervenga el resto de la información referida a las restantes especies.

Otro grupo de índices de amplitud y solapación intenta subsanar las ante-

riores anomalías de los índices simples, englobando de alguna forma en los cálculos la totalidad de información contenida en la matriz original de datos. Desarrollados independientemente, pero con muchos puntos comunes, los métodos de COLWELL y FUTUYMA (1971) y PIELOU (1972) pertenecen a este grupo. El primero de ellos aparece como el más elaborado y ha sido empleado recientemente por algunos autores (SABATH y JONES 1973, RICHARDSON y SMOUSE 1975, MELLADO et al. 1975). En el Apéndice 4 resumimos brevemente el fundamento teórico del método basándonos en la descripción original del mismo hecha por sus autores, empleando en lo posible su misma notación. Este método ha sido el que hemos usado exclusivamente en el análisis estructural de las comunidades en lo referido a utilización del hábitat y al cual dedicamos el presente capítulo.

La evidente complejidad del método (Apéndice 4) y la necesidad de emplearlo para un elevado conjunto de datos mensuales nos obligó a emplear el ordenador. Fué utilizado un programa original escrito por nosotros en FORTRAN IV; dicho programa proporcionó además las matrices de solapación en forma de tarjetas perforadas para facilitar su estudio posterior empleándolas como material de base para otro tipo de análisis. En total se analizaron 36 bloques de datos de la parcela A (12 meses x 3 análisis diferentes en cada uno) y 33 de la parcela B (11 meses x 3). Los resultados de cada análisis constataron de los factores de carga absolutos y relativos para cada "estado de recurso" considerado, amplitud relativa para cada especie, matriz de solapación relativa y distribución de frecuencias de los valores de solapación relativa.

Por su misma definición, los factores de carga proporcionan una medida objetiva de la significación individual de cada "estado de recurso" en función de la utilización diferencial que de ellos hacen las diversas especies. Los valores de amplitud fueron obtenidos para $k = 25$, ya que un análisis preliminar efectuado empleando $k = 10000$, tal como recomiendan COLWELL y FUTUYMA (1971) demostró una clara distorsión de dichos valores. Este efecto ha sido comprobado también por SABATH y JONES (1973) en su estudio de un grupo de especies de *Drosophila*.

Los datos brutos en los que las medidas de amplitud y solapación se basan son los resultados de las observaciones realizadas en campo. Cada elemento N_{ij} de la matriz de datos inicial fué el número de segundos (total mensual) durante los cuales la especie i fué observada haciendo uso del recurso j (buscando alimento en él). La identidad de los recursos considerados varió en cada análisis, tal como ya señalamos anteriormente.

TABLA 19.— Factores de carga relativos (d_j) obtenidos para cada estrato horizontal del habitat en los distintos meses y parcelas (A y B). C es una medida de concentración que se describe en el texto. \bar{X} , media anual, e.s., error standard de la misma. Las zonas en altura (1-8) son, sucesivamente, las delimitadas por las alturas siguientes (en metros): (1), 0-1.0, (2) 1.0-1.5, (3) 1.5-2.25, (4) 2.25-3.5, (5) 3.5-5.0, (6) 5.0-7.5, (7) 7.5-11.5 y (8) >11.5.

	MES	ZONAS EN ALTURA								C
		1	2	3	4	5	6	7	8	
PARCELA A	03	0,463	0,022	0,048	0,096	0,199	0,173	0,000	0,000	0,309
	04	0,468	0,027	0,040	0,058	0,211	0,124	0,073	0,000	0,267
	05	0,308	0,040	0,078	0,070	0,154	0,093	0,157	0,099	0,084
	06	0,306	0,096	0,082	0,094	0,110	0,293	0,018	0,000	0,188
	07	0,425	0,058	0,107	0,102	0,153	0,135	0,021	0,000	0,212
	08	0,182	0,059	0,122	0,131	0,126	0,135	0,055	0,190	0,035
	09	0,201	0,051	0,079	0,091	0,067	0,158	0,089	0,264	0,071
	10	0,171	0,116	0,105	0,190	0,074	0,238	0,106	0,000	0,098
	11	0,272	0,096	0,139	0,087	0,127	0,182	0,096	0,000	0,104
	12	0,321	0,087	0,104	0,156	0,072	0,168	0,091	0,000	0,130
	01	0,238	0,067	0,062	0,172	0,092	0,305	0,065	0,000	0,155
	02	0,280	0,068	0,079	0,148	0,098	0,217	0,109	0,000	0,123
	\bar{X}	0,303	0,066	0,087	0,116	0,124	0,185	0,073	0,046	0,148
	e.s.	0,028	0,008	0,008	0,012	0,013	0,018	0,012	0,025	0,023
PARCELA B	04	0,518	0,024	0,043	0,072	0,178	0,165	0,000	0,000	0,346
	05	0,437	0,021	0,074	0,119	0,182	0,161	0,005	0,000	0,270
	06	0,376	0,017	0,061	0,102	0,180	0,078	0,096	0,090	0,139
	07	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	08	0,250	0,024	0,060	0,086	0,078	0,251	0,035	0,217	0,129
	09	0,104	0,056	0,070	0,150	0,054	0,277	0,046	0,243	0,103
	10	0,300	0,057	0,075	0,143	0,104	0,313	0,008	0,000	0,214
	11	0,349	0,081	0,063	0,090	0,065	0,139	0,213	0,000	0,162
	12	0,252	0,066	0,083	0,101	0,164	0,208	0,126	0,000	0,111
	01	0,405	0,013	0,138	0,061	0,155	0,209	0,020	0,000	0,249
	02	0,519	0,020	0,031	0,102	0,128	0,187	0,014	0,000	0,329
	03	0,314	0,024	0,026	0,114	0,198	0,049	0,137	0,137	0,130
	\bar{X}	0,348	0,037	0,066	0,104	0,135	0,185	0,064	0,062	0,198
	e.s.	0,035	0,007	0,009	0,008	0,015	0,023	0,020	0,027	0,025

Significación de los distintos elementos del hábitat

Como ya señalamos arriba, los factores de carga obtenidos para cada uno de los recursos en cada análisis mensual proporcionan una medida objetiva del grado de individualidad de dichos recursos. Al estar calculados a partir de datos referidos a la utilización del hábitat por las especies de Passeriformes, el valor principal de los factores de carga reside en que nos ofrecen una visión de la heterogeneidad interna del hábitat desde el punto de vista de la comunidad de aves y nos proporcionan información acerca de la importancia diferencial que los distintos "microhábitats" tiene para el conjunto de especies que coexisten.

Como demostrarán los resultados que se presentan a continuación e intuitivamente podíamos preveer, el hábitat físico presenta una elevada heterogeneidad interna, estando compuesto por una compleja yuxtaposición de "gránulos" o "manchas" cualitativamente diferentes en cuanto a sus características físicas y a los cuales la comunidad, como un conjunto, responde con una utilización diferencial. Analizaremos primero por separado la dimensión vertical del hábitat y sus zonas estructurales para abordar finalmente el estudio de las dos variables anteriores combinadas.

1.— Utilización del hábitat en su dimensión vertical.

La individualidad relativa (d_j) de los distintos estratos en que fué subdividido el hábitat se presenta en la Tabla 19 por separado para meses y parcelas de estudio.

Aunque existen algunos cambios estacionales en la importancia relativa de ciertos estratos particulares, las tendencias generales se mantienen relativamente constantes a lo largo del año. El estrato comprendido entre 0-1,0 metros es por lo general el que ofrece mayor individualidad, seguido por el que delimitan las alturas de 5,0 y 7,5 metros (Fig. 33). Tanto las zonas superiores como los estratos intermedios (1,0-1,5 y 1,5-2,25 metros) mantienen una significación más bien escasa dentro del conjunto. Las alturas intermedias adquieren algo más de individualidad en la parcela A.

El estrato extremo inferior mantiene su predominio durante casi todo el ciclo anual, viéndose muy disminuida su importancia en los meses de agosto, septiembre y octubre (Tabla 19). El estrato superior a 11,5 metros experimenta marcadas fluctuaciones intern mensuales, mostrando valores significativos únicamente en primavera y verano y anulándose durante el resto del año. Los restantes estratos sufren pocas oscilaciones de importancia a lo largo del ciclo anual.

Con objeto de determinar la asimetría interna del hábitat en su dimensión vertical, medimos el grado de concentración de la actividad de los Passerifor-

mes entre las distintas zonas altitudinales. La expresión empleada fué

$$C = \frac{\log_e 8 - (-\sum_1^8 d_j \log d_j)}{\log_e 8} = 1 + \frac{\sum_1^8 d_j \log_e d_j}{\log_e 8}$$

en la que d_j = factor de carga del recurso j . Dicha expresión toma el valor cero cuando los ocho estratos son igualmente importantes (mínima concentración) y el valor unidad cuando sólo uno de los estratos es empleado (máxima concentración). Esta medida es importante en cuanto nos revela el grado de heterogeneidad vertical que muestra el hábitat, con respecto a la utilización que sufren sus distintas zonas por las especies de passeriformes.

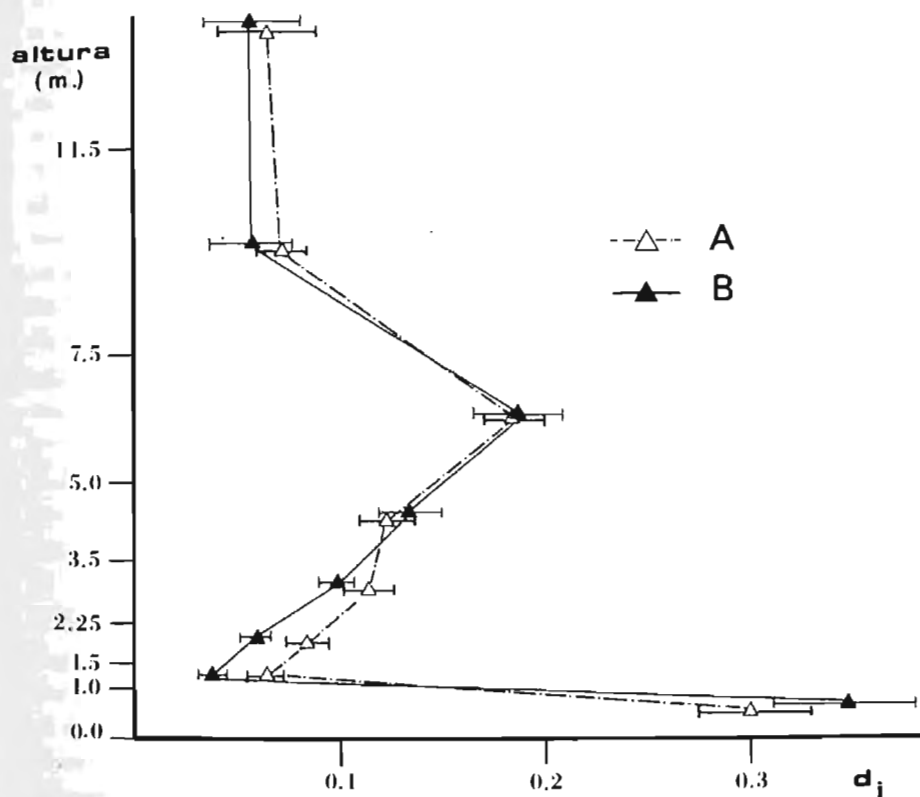


Figura 33.— Valor medio anual (± 1 error standard) de los factores de carga relativos (d_j) asociados con cada estrato horizontal del hábitat en las dos parcelas de estudio (A y B). Nótese el alto grado de individualidad mostrado por el estrato inferior (0,0-1,0 m.) y el comprendido entre 5,0 y 7,5 metros.

Los valores mensuales de concentración obtenidos en cada parcela se ofrecen en la Tabla 19. Existe una apreciable tendencia estacional en los valores de C que se desarrolla con bastante similitud en las dos parcelas. La menor concentración tiene lugar durante los meses de verano y otoño, coincidiendo con la disminución que durante este período experimenta la generalizada dominancia del estrato 0-1,0 y la utilización durante el mismo de alturas mayores de 11,5 metros. Ambos factores contribuyen de manera importante a disminuir la concentración de la actividad de la comunidad sobre el hábitat en su escala vertical y a conferir a éste mayor homogeneidad en cuanto al reparto de su utilización. Elevadas concentraciones se producen por el contrario en invierno y primavera, cuando la utilización del hábitat por los passeriformes se concentra predominantemente en los estratos 0-1,0 y 5,0-7,5 metros.

Evidentemente, la distribución vertical de la intensidad de utilización alimenticia depende muy estrechamente del reparto de los volúmenes de vegetación a lo largo de dicha dimensión. Si la vegetación se concentra sobre uno o varios intervalos de altura mientras que es escasa o ausente en otros, el perfil vertical de los factores de carga asociados con los diversos estratos horizontales reflejará en gran medida la distribución vertical de la vegetación, ya que ésta constituye el soporte primario de la comunidad de aves donde la mayoría de las especies obtienen su alimento. Esto puede apreciarse con facilidad en la Figura 33, donde se observa que el perfil descrito por los valores de d_j se ajusta con bastante aproximación a la distribución vertical de la vegetación, concentrada sobre todo en el estrato delimitado por las copas de las encinas. Este estrato se halla a poca altura sobre el suelo en comparación con la mayoría de los bosques templados, por lo que la dimensión vertical del hábitat por sí misma no juega, como más tarde veremos, ningún papel importante en la segregación de las especies coexistentes, ya que el margen de alturas disponibles para ello es bastante estrecho. El máximo de d_j , correspondiente al estrato 0-1,0, está asociado sobre todo al uso del suelo, un elemento cualitativamente bien diferenciado e imposible de equiparar o comparar con los volúmenes de vegetación. Su elevada individualidad cualitativa ha de ser responsable, junto con la intensidad de utilización sufrida, de la destacada importancia que dentro del conjunto presenta dicho estrato inferior.

2.— *Utilización de las diversas zonas estructurales.*

Como ya indicamos anteriormente, el hábitat fué subdividido conceptualmente en ocho zonas cualitativas sobre la base de sus características puramente físicas. Seis de ellas se refieren a estructuras vegetales, siendo el suelo y el volumen de aire libre las dos restantes. La elección de las zonas estuvo basada sobre todo en nuestro conocimiento previo del comportamiento alimenticio de los pájaros del encinar y no ha sido una decisión arbitraria el escoger unas

zonas concretas, sino que hemos pretendido seleccionar fracciones del hábitat cuyo empleo por los passeriformes mostrase ciertos rasgos distintivos. En este aspecto, las zonas estructurales difieren de los estratos altitudinales que vimos en el apartado anterior, ya que aquellos fueron definidos objetivamente a lo largo de un gradiente cuantitativo (altura sobre el suelo).

Las zonas estructurales empleadas y los símbolos por los que las designamos fueron las siguientes:

- Suelo (SUE).
- Matorral (menos de 2,0 metros de altura) (MAT). En la parcela B no existen matorrales, pero algunos montones de vegetación muerta procedente de talas y desmontes antiguos, sobre todo en las zonas superiores de la ladera, fueron considerados como tales y su utilización contabilizada en esta zona.
- Tronco principal vertical del árbol hasta la primera bifurcación (TA).
- Ramas principales, generalmente oblicuas, en el interior del árbol, de diámetro superior a 5 cm. (TBI).
- Ramas secundarias externas, desprovistas de hojas, generalmente cubiertas de líquenes (*Cladonia*, *Usnea*), de diámetro comprendido entre 0,5 y 5 cm. (TBE).
- Pequeñas ramitas periféricas sin hojas, de diámetro inferior a 0,5 cm. (TCI).
- Hojas, brotes, capullos, inflorescencias, porción externa más periférica de la copa (TCE).
- Aire libre entre los árboles y por encima de ellos (AIR).

En el apartado correspondiente a métodos se ofrece una representación esquemática de su distribución en el espacio (Fig. 4).

En cuanto a la situación media anual (Fig. 34), las zonas con valores más elevados de d_j son el suelo (SUE) y la porción periférica externa de la copa (TCE). Con los índices más bajos se encuentran el matorral (MAT) y el aire libre (AIR), quedando las cuatro restantes comprendidas entre ambos grupos extremos. La situación media anual en las dos parcelas presenta bastante similitud, incluso en los valores de d_j para MAT; aunque en esta zona la parcela A supera a la B, la débil diferencia observada no se corresponde con la enorme disparidad existente entre los dos encinares en cuanto a la abundancia de dicha forma de vegetación, prácticamente inexistente en B y bastante abundante en A. Ello parece sugerir que, a efectos de su utilización alimenticia por los pájaros, el extenso estrato de matorral existente en la parcela A experimenta una intensidad de aprovechamiento específico muy inferior a la que cabría esperar según su abundancia y cobertura.

Las variaciones mensuales en los valores de d_j afectan sobre todo al suelo (SUE) y aire libre (AIR) (Tabla 20). En las restantes zonas se producen varia-

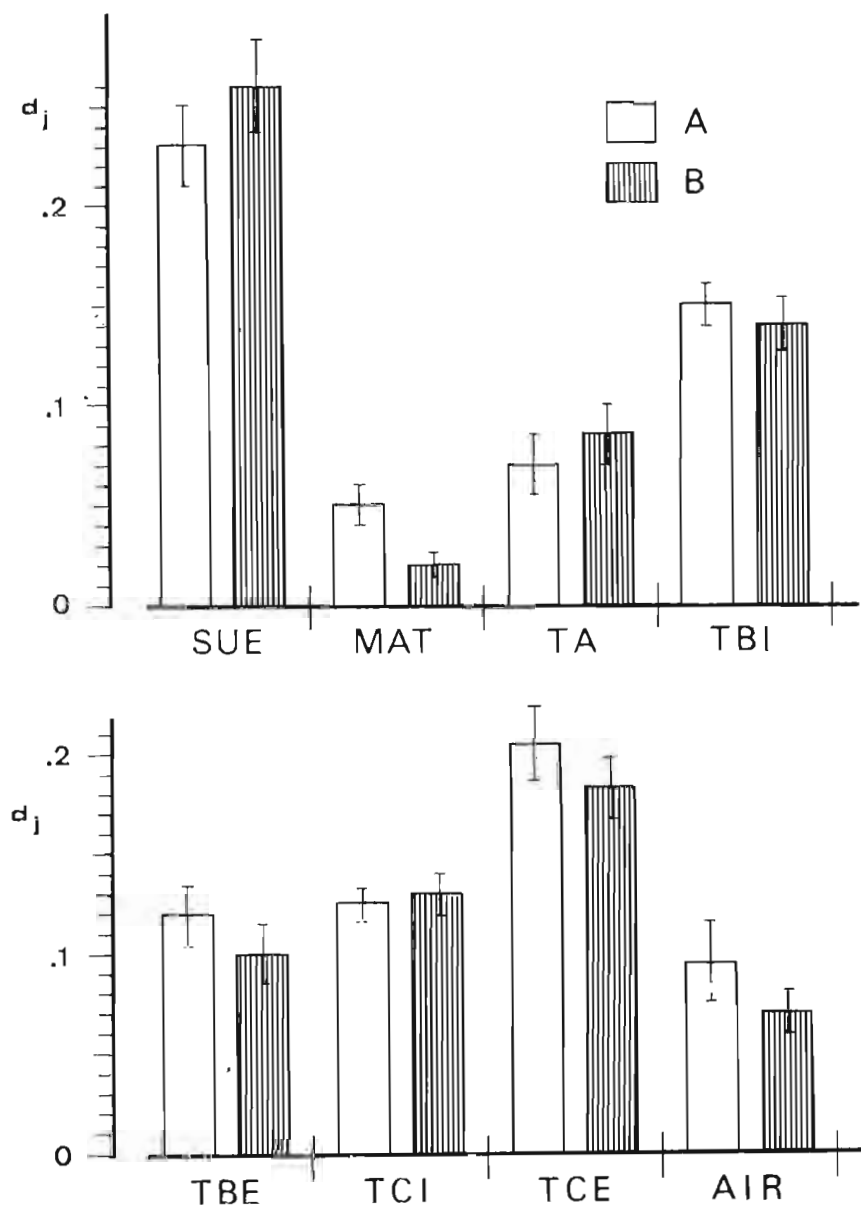


Figura 34.- Valor medio anual de los factores de carga relativos (d_j) asociados con cada zona estructural del habitat en las dos parcelas de estudio (A y B). Los segmentos verticales al extremo de cada columna indican ± 1 error standard de la media. Los símbolos que designan a las distintas zonas se describen en el texto.

ciones poco ostensibles o de escasa consistencia. La utilización del espacio libre tiene lugar casi exclusivamente durante primavera y verano, siendo prácticamente nulo su empleo durante el resto del año. Esta zona estructural es sin duda la que sufre cambios estacionales más acusados en su uso, los cuales son más importantes y bruscos en la parcela A.

La significación del suelo sufre un importante descenso en ambas parcelas durante verano y otoño, siendo más apreciable en A. La llegada del invierno produce un incremento en los factores de carga de esta zona, manteniéndose a niveles similares hasta finales de la primavera. Las zonas cuya significación experimenta menos cambios a lo largo del año son las dos capas periféricas del árbol (TCI, TCE), cuya acentuada estabilidad (Tabla 20) se ve también reflejada en sus bajos coeficientes de variación (23,1 y 26,6% respectivamente).

La medida de concentración, C, sigue una evolución estacional similar a la que vimos en el apartado anterior para las zonas en altura. La utilización más homogénea (menor concentración) corresponde también en esta ocasión a los meses de verano y otoño en las dos parcelas. La utilización más concentrada tiene lugar durante los períodos invernal y primaveral. Aunque existen diferencias entre las dos parcelas, la tendencia anterior es común a ambas. En términos absolutos, la concentración media anual es ligeramente superior en B (0,140 frente a 0,124 en A), pero esta diferencia no es estadísticamente significativa ($U = 55$, $n_1 = 11$, $n_2 = 12$, $p > 0,05$, test Mann-Whitney).

A la vista de estos resultados, muy similares en sus rasgos generales a los que encontramos al tratar de la utilización vertical, puede concluirse que las distintas fracciones cualitativas del hábitat experimentan una utilización diferencial por la comunidad de pájaros, variando además a lo largo del año la importancia de algunas zonas mientras que la de otras permanece aproximadamente constante. También sufre importantes variaciones la distribución proporcional del aprovechamiento del hábitat, ya que durante algunos meses la explotación alimenticia de éste se concentra en unas pocas zonas y en otros se reparte bastante equitativamente. A efectos de su utilización, el hábitat no siempre muestra la misma estructura, ya que algunas zonas quedan prácticamente anuladas durante ciertos períodos del año.

3.— Utilización de las zonas estructurales según su altura.

Hasta ahora hemos tratado separadamente dos dimensiones del hábitat. Por un lado su estructura cualitativa, por otro su dimensión vertical. Sin embargo, ambas dimensiones no son independientes: no existe la misma probabilidad de encontrar un volumen dado de TCE ó TA a 1 metro que a 6 metros de altura sobre el suelo. Cada zona estructural del hábitat se encuentra distribuida de un modo característico según la altura a la que se encuentra y por ello una visión global que combine simultáneamente las dos dimensiones que

TABLA 20.— Factores de carga relativos (d_j) obtenidos para cada zona estructural del habitat en los distintos meses y parcelas (A y B). C, medida de concentración descrita en el texto \bar{X} y e.s., media y error standard respectivamente. Los símbolos de las zonas se indican en el texto.

MES	ZONAS ESTRUCTURALES DEL HABITAT.								C	
	SUE	MAT	TA	TBI	TBE	TCI	TCE	AIR		
PARCELA A	03	0,370	0,096	0,027	0,096	0,085	0,143	0,177	0,005	0,165
	04	0,343	0,023	0,018	0,163	0,031	0,139	0,280	0,002	0,244
	05	0,270	0,043	0,060	0,119	0,052	0,150	0,084	0,223	0,090
	06	0,268	0,055	0,063	0,185	0,148	0,104	0,168	0,009	0,106
	07	0,292	0,085	0,123	0,156	0,108	0,109	0,127	0,001	0,102
	08	0,107	0,021	0,016	0,165	0,159	0,114	0,254	0,163	0,102
	09	0,163	0,019	0,093	0,130	0,163	0,057	0,234	0,141	0,071
	10	0,121	0,063	0,116	0,144	0,129	0,143	0,284	0,000	0,106
	11	0,277	0,063	0,036	0,109	0,192	0,128	0,194	0,000	0,140
	12	0,158	0,070	0,066	0,265	0,100	0,101	0,241	0,000	0,128
	01	0,202	0,025	0,192	0,146	0,054	0,149	0,232	0,000	0,138
	02	0,199	0,088	0,069	0,115	0,183	0,152	0,195	0,000	0,094
\bar{X}	0,231	0,054	0,073	0,149	0,117	0,124	0,206	0,045	0,124	
e.s.	0,024	0,008	0,014	0,012	0,015	0,008	0,017	0,022	0,013	
PARCELA B	04	0,284	0,000	0,050	0,166	0,075	0,160	0,265	0,000	0,209
	05	0,278	0,020	0,167	0,158	0,037	0,140	0,199	0,002	0,156
	06	0,255	0,000	0,067	0,166	0,092	0,095	0,129	0,197	0,108
	07	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	08	0,200	0,066	0,133	0,085	0,059	0,089	0,152	0,215	0,049
	09	0,072	0,000	0,109	0,116	0,198	0,112	0,216	0,176	0,094
	10	0,279	0,031	0,031	0,137	0,144	0,192	0,185	0,001	0,154
	11	0,245	0,026	0,105	0,177	0,138	0,139	0,167	0,001	0,117
	12	0,245	0,013	0,193	0,105	0,139	0,103	0,192	0,010	0,122
	01	0,346	0,034	0,030	0,079	0,101	0,158	0,253	0,000	0,202
	02	0,383	0,010	0,017	0,219	0,077	0,123	0,169	0,001	0,241
	03	0,273	0,054	0,050	0,178	0,045	0,117	0,090	0,193	0,089
	\bar{X}	0,260	0,023	0,087	0,144	0,100	0,130	0,183	0,072	0,140
e.s.	0,023	0,006	0,017	0,013	0,014	0,009	0,015	0,009	0,017	

antes vimos por separado puede aportarnos información más completa y precisa sobre el uso que la comunidad de pájaros hace del hábitat. El tronco principal de la encina TA, ¿es utilizado preferentemente a lo largo de algún intervalo concreto de alturas?, o bien, el volumen de aire libre AIR, ¿sufre una utilización homogénea o ésta se concentra sobre todo a cierta elevación sobre el suelo?. Este tipo de cuestiones pretendemos abordar en el presente apartado.

En el caso de hábitats con estructura muy diversificada o con vegetación que se eleve a mucha altura sobre el suelo, el análisis exclusivo de las zonas estructurales (primer caso) o de las alturas (segundo caso) puede proporcionar información aceptable, pero en nuestro caso, tratándose de un hábitat estructuralmente muy simple y de escasa altura, se hace necesario combinar la doble información anterior. Para ello, cada una de las ocho zonas estructurales fué a su vez subdividida verticalmente en intervalos iguales a los que empleamos en el análisis de la utilización en altura. Se obtuvo así una matriz con 8 x 8 cuadrículas, cada una de las cuales representaba una de las nuevas zonas "mixtas" creadas. Muchas de ellas no tienen existencia real en el campo, pero aproximadamente un 70% de las mismas proporcionaron observaciones. Cada cuadrícula (zona mixta) se consideró como un estado de recurso y sus factores de carga se calcularon de modo similar a como lo fueron en los apartados anteriores (ver Apéndice 4). Para cada mes y parcela sólo se incluyeron en el análisis aquellas cuadrículas que experimentaron utilización. El número total de cuadrículas que registraron observaciones en cada mes se ofrece en la Tabla 21.

Los valores medios anuales de los factores de carga asociados con cada zona mixta del hábitat se ofrecen en la Figura 35. Varios puntos merecen ser destacados en la misma. Uno de ellos es la estrecha similitud que las dos parcelas de estudio presentan en cuanto a la distribución por zonas de la utilización, existiendo sólo algunas pequeñas discrepancias entre ambas. De manera neta, la utilización del hábitat se concentra sobre todo en tres núcleos bien definidos: el suelo, las ramas principales de más de 5 cms. de diámetro (TBI) situadas entre 2,25 y 5,0 m. de altura, y las capas periféricas de la copa (TCI y TCE) entre 3,5 y 7,5 metros. Estos tres núcleos principales son comunes a las dos parcelas. Los máximos absolutos de utilización se producen en las cuadrículas que definen, respectivamente, el suelo y TCE entre 5,0 y 7,5 metros.

Por otra parte, la Figura 35 demuestra gráficamente la dependencia existente entre las zonas estructurales y la altura sobre el suelo en cuanto a su distribución en el espacio: las cuadrículas de mayor utilización no se distribuyen irregularmente por la matriz, sino que se concentran sobre todo a lo largo de una línea que viene a coincidir con una diagonal, demostrando así una dependencia que era de esperar. La concentración de los valores altos alrededor de la diagonal es muy pronunciada en la parcela B, mientras que es algo menos acusada en A. Esto refleja una diferencia clara entre la vegetación de ambas

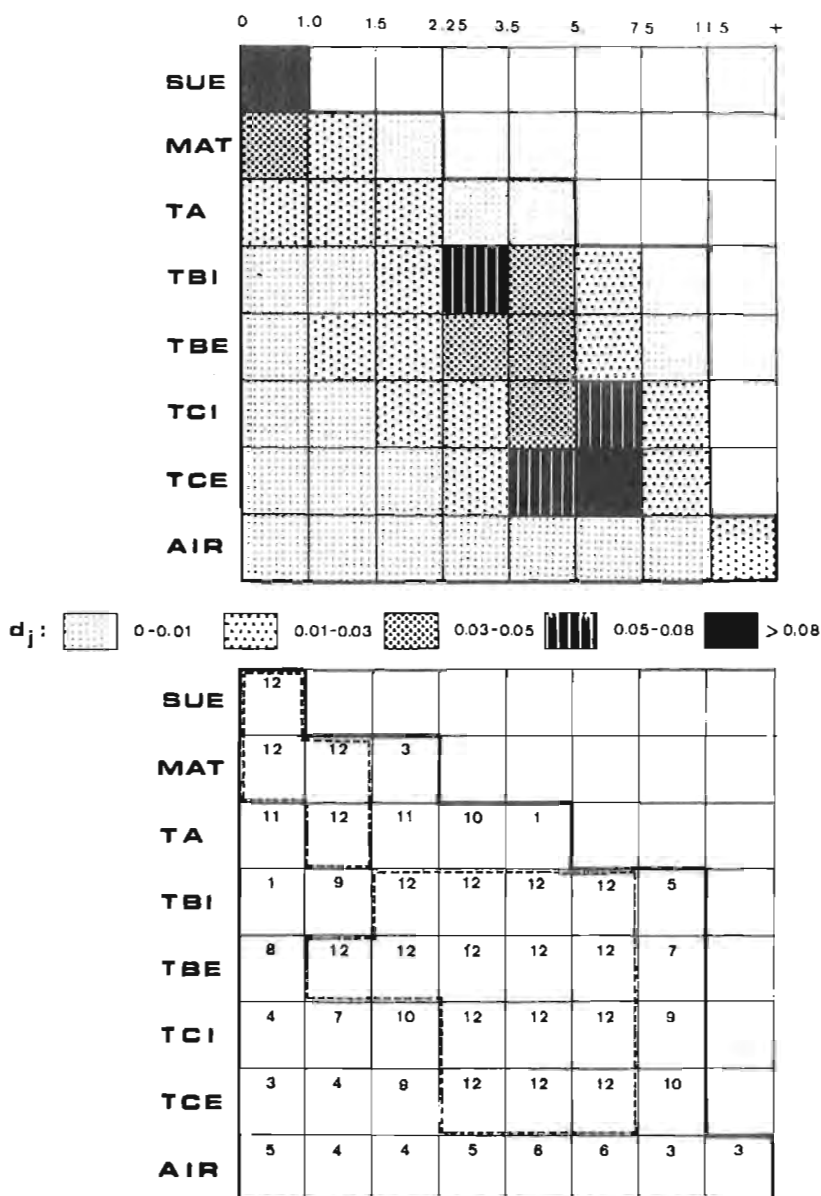


Figura 35 A.— Parcela A, utilización del habitat según altura y zonas estructurales combinadas. La escala horizontal de los cuadrados representa las zonas en altura (en metros), la escala vertical zonas estructurales del habitat descritas en el texto. Cada cuadrícula es una “zona mixta” creada por la combinación de las dos dimensiones anteriores. Cuadrado superior, factores de carga medios anuales asociados con cada una de las zonas mixtas del habitat. Cuadrado inferior, número de meses al año en los que cada cuadrícula registra utilización. La línea de trazos reúne las cuadrículas de presencia continua.

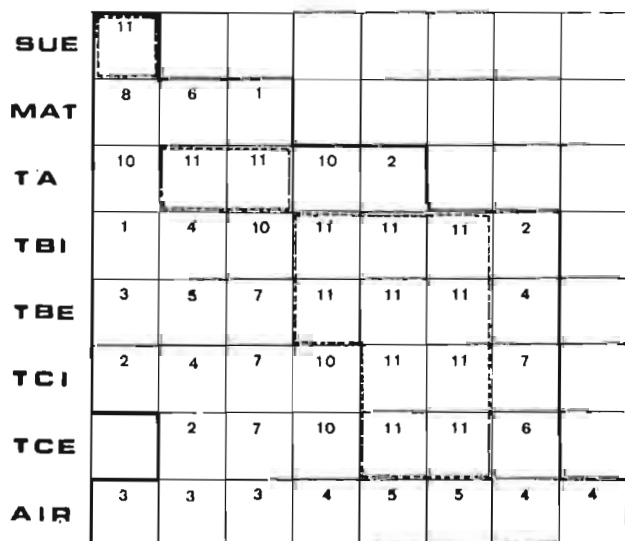
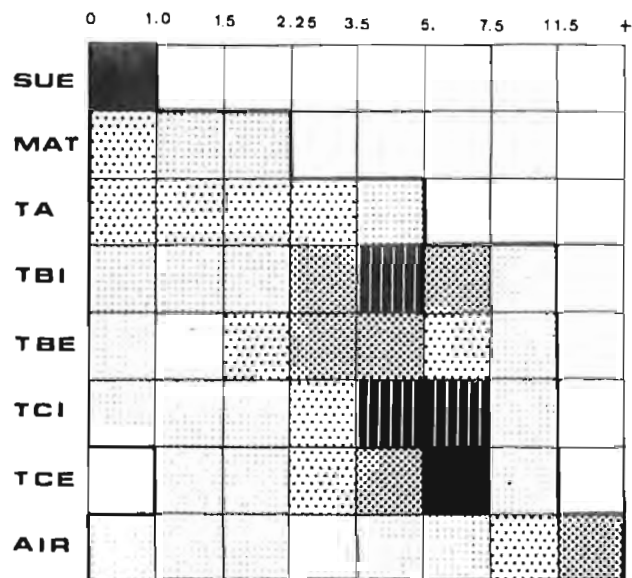


Figura 35 B.— Parcela B, utilización del habitat según altura y zonas estructurales combinadas. Ver pie de la Figura 35 A. Nótese que en la parcela B sólo se poseen datos de once meses, por lo que éste es el número máximo que puede aparecer en las cuadrículas del cuadrado inferior.

zonas, mucho más homogénea en B que en A con respecto al tamaño de la copa, altura y estructura de las encinas. La variedad de tamaños de los árboles en A hace que las distintas zonas estructurales que a ellos se refieren estén más irregular y menos concentradamente distribuidas en el plano vertical, con lo que la dependencia entre ambas dimensiones ha de ser lógicamente más débil. Este hecho es fácilmente observable en el campo, donde la estructura compleja y entremezclada de los árboles en A contrasta con el aspecto de homogeneidad y monotonía que las encinas ofrecen en B. Podemos afirmar por tanto que la diferente distribución vertical que las zonas estructurales de vegetación siguen en las dos parcelas estudiadas condiciona a su vez la distribución espacial de la intensidad e individualidad de utilización por parte de los *Passe-riformes*.

La mayor heterogeneidad vertical de los tipos estructurales de vegetación en la parcela A se refleja también en el mayor número de zonas mixtas que registran utilización en dicha parcela cada mes (Tabla 21). La diferencia observada entre ambas zonas de estudio en el número mensual de zonas utilizadas es estadísticamente significativa ($U = 29$, $n_1 = 11$, $n_2 = 12$, $p < 0,025$, test Mann-Whitney). En el promedio anual, la parcela A viene a registrar utilización en 5 zonas más por mes que la B. El número de zonas mixtas que proporcionan observaciones continuadamente durante todo el año es mucho mayor en A (19, frente a 13 en B) (Fig. 35), lo cual viene a complementar las conclusiones anteriores en igual sentido.

El hecho de que algunas cuadrículas registren utilización todo el año mientras que otras sólo lo hagan algunos meses puede obedecer a dos causas diferentes. Una de ellas puede ser que la zona sea por sí misma tan poco abundante en el campo que el no registrar utilización en ella se deba simplemente a deficiencias de muestreo. Este es probablemente el caso en la mayoría de las cuadrículas referidas a vegetación con pocos meses de utilización. La otra causa puede ser una efectiva evolución estacional en su empleo que produzca durante ciertos meses una ausencia total de uso en ciertas zonas. Esto es particularmente aplicable a todas las cuadrículas que comprende la zona de aire libre, (AIR). Es difícil delimitar la parte que juega cada una de las causas anteriores en el resultado observado, pero creemos que en muchas ocasiones la ausencia de ciertas zonas durante algunos meses debe quizás ser atribuida a su escasa abundancia real, que convierte en un hecho aleatorio el registrar o no observaciones en las mismas. Esto se aprecia bien en las tres cuadrículas asociadas con el matorral (MAT) (Fig. 25) en la parcela B: lo esporádico de su presentación en las muestras es un reflejo de su escasa e irregular ocurrencia en el campo. En la parcela A, por el contrario, las cuadrículas del matorral registran observaciones en todos los meses como corresponde a su abundancia real.

Por variar de un mes a otro el número de estados de recurso (n), la expre-

sión para el cálculo de la concentración (C) que describimos en un apartado anterior ha de ser modificada en los límites de los sumatorios, que serán ahora de 1 hasta n, y en el término del denominador, que ha de ser $\log n$. La expresión no sufre sin embargo otras alteraciones. Es interesante considerar en este caso también otro parámetro, la "diversidad de utilización" (H), que mide de un modo absoluto la amplitud del espectro, ya que C sólo nos proporciona una medida relativa para un número dado de estados de recurso. H fué calculada mediante la expresión de Shannon, usando logaritmos en base e y con sumatorios extendiéndose desde 1 hasta n (número de estados de recurso). Ambas medidas, C y H, son complementarias: H mide la amplitud absoluta del espectro de utilización, la cual depende doblemente del número de estados de recurso y de la distribución relativa de la utilización entre los mismos, mientras que C nos proporciona información acerca del grado de concentración de la actividad que sufre el hábitat, con independencia de la amplitud total. Los valores mensuales de los dos parámetros anteriores se recogen en la Tabla 21.

TABLA 21 — Número de zonas mixtas (N), concentración (C) y diversidad de utilización (H), mostradas por las dos parcelas de estudio en cada mes. Ver texto para mayor información sobre los parámetros anteriores.

M e s	PARCELA A			PARCELA B		
	N	C	H	N	C	H
03	28	0,221	2,594	-	-	-
04	33	0,281	2,512	19	0,184	2,403
05	39	0,183	2,995	29	0,198	2,701
06	35	0,210	2,810	23	0,151	2,661
07	32	0,193	2,798	-	-	-
08	37	0,149	3,072	26	0,129	2,837
09	35	0,157	2,997	35	0,155	3,004
10	34	0,129	3,073	30	0,235	2,602
11	28	0,123	2,922	28	0,144	2,852
12	28	0,119	2,935	31	0,164	2,870
01	29	0,143	2,887	30	0,215	2,670
02	28	0,103	2,988	25	0,220	2,511
03	-	-	-	26	0,177	2,682
\bar{X}	32,1	0,168	2,882	27,4	0,179	2,708

La diferencia observada entre las parcelas A y B en cuanto a los valores de H es estadísticamente significativa ($U = 32$, $n_1 = 11$, $n_2 = 12$, $p < 0,025$, test Mann-Whitney), siendo superior dicho parámetro en la parcela A. No es significativa sin embargo la diferencia entre parcelas en los valores de C ($U = 49$, $p > 0,10$, test Mann-Whitney). Puede afirmarse por tanto que la parcela A muestra una mayor diversidad en cuanto a la utilización de las distintas zonas mixtas, pero exhibe sin embargo la misma concentración relativa que la parcela B. Ello nos indica que los valores más elevados que H alcanza en A reflejan sobre todo el mayor número de zonas mixtas que en dicha parcela experimentan utilización cada mes.

No vamos a tratar aquí en detalle la evolución temporal en la utilización de las distintas cuadrículas, ya que los rasgos esenciales observados siguen en todo momento las mismas tendencias que fueron señaladas en apartados anteriores y el aspecto general de cualquier mes discrepa poco apreciablemente de la situación media anual mostrada en la Figura 35. Por otra parte, como ya fué señalado anteriormente, al aumentar considerablemente el número de estados de recurso los errores de muestreo son mayores en las zonas más raras y las tendencias de variación estacional poco consistentes pueden ser simples artefactos. Bástenos decir que la evolución estacional más marcada corresponde en ambas parcelas a todas las zonas mixtas comprendidas en AIR y a la cuadrícula correspondiente al suelo (SUE), siendo los cambios observados de igual naturaleza que los que ya vimos antes para dichas zonas.

Existen además claros cambios estacionales en la diversidad de utilización (H) de las dos parcelas (Tabla 21). Los valores más altos tienden a producirse durante los meses de verano, cuando también es mayor el número de cuadrículas utilizadas. Por el contrario, los valores más bajos de diversidad se observan en invierno y primavera. En cuanto a la concentración (C), sigue una evolución justamente inversa, siendo más elevada en invierno y primavera. Esto coincide con lo que vimos en los dos apartados anteriores al considerar por separado la utilización de la altura y zonas estructurales: el empleo más homogéneo (menos concentrado) y diversificado del hábitat tiene lugar durante la época estival, mientras que la utilización se concentra más y el hábitat sufre un uso menos diversificado durante invierno y primavera.

4.— *Número de especies coexistentes y utilización del hábitat.*

Cada especie posee unas características morfológicas y de comportamiento que la capacitan especialmente para utilizar determinadas partes del hábitat con más éxito que otras. Como vimos en el capítulo precedente, el número e identidad de las especies de passeriformes que componen las comunidades estudiadas experimentan cambios sensibles a lo largo del año, por lo que cabe preguntarse si determinados cambios estacionales que hemos observado en la

TABLA 22.— Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre distintos parámetros descriptivos de la utilización del habitat y el número de especies (real y muestral). En cada variable se calcularon las correlaciones para las parcelas A ($n=12$), B ($n=11$) y ambas combinadas ($n=23$). Niveles de significación: *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$; (*), $p \approx 0,05$

	Parcela	Número -- real de -- especies.	Número mues- tral de es- pecies.
Utilización en altura:	A y B	-0,0194	-0,3310
CONCENTRACION (C)	A	-0,0035	-0,2179
	B	-0,0517	-0,5050
Utilización en zonas - estructurales:	A y B	-0,1191	-0,3807 *
CONCENTRACION (C)	A	-0,2411	-0,3244
	B	-0,0939	-0,4439
Utilización en zonas - mixtas:	A y B	0,4720 *	0,1815
CONCENTRACION (C)	A	0,6537 *	0,5013 *
	B	0,2161	-0,1198
Utilización en zonas - mixtas:	A y B	0,3958 *	0,6302 ***
NUMERO MENSUAL DE CUA- DRICULAS.	A	0,6108 *	0,7186 **
	B	0,1345	0,5096 (*)
Utilización en zonas - mixtas.	A y B	-0,0579	0,2899
CIVERSIDAD (H)	A	-0,0919	0,0509
	B	-0,0282	0,5425 *
Correlación entre número mues- tral y número real de especies	A y B:	0,3819 *	
	A:	0,7085 **	
	B:	-0,0218	

utilización del hábitat no serán atribuibles precisamente a las alteraciones que se producen en el número de especies que explotan simultáneamente el hábitat. Al aumentar el número de especies y si no se produce la coincidencia simultánea de especies similares, es probable que ello se traduzca en una mayor diversidad en la utilización del hábitat, ya que podemos suponer que cada nueva especie que se añada a la comunidad aportará atributos peculiares que enriquezcan el conjunto en cuanto a posibilidades de empleo del hábitat. Ello puede comprobarse estudiando correlaciones entre el número de especies coexistentes y, por ejemplo, los valores de concentración (C). Si la hipótesis anterior es válida, al aumentar el número de especies la concentración ha de disminuir, reflejándose en una correlación negativa entre ambas variables.

En este punto conviene hacer una distinción importante relativa al muestreo de la comunidad. Como señalábamos en la introducción al presente capítulo, en los cálculos se ha considerado únicamente una fracción de la comunidad (especies que proporcionaron datos suficientes). Esta fracción era ampliamente mayoritaria en cuanto al número total de individuos que representa, pero no tanto en cuanto al número de especies implicadas (Tabla 18). Por ello, hemos considerado en este apartado dos cifras diferentes de número de especies en cada mes: el número total registrado en los censos y el número al que se refieren todos los cálculos del presente capítulo, siempre menor que el anterior.

Las correlaciones entre los parámetros descriptivos de la utilización del hábitat y el número de especies coexistentes se efectuaron por separado para las parcelas A y B y también para las dos combinadas; los resultados se ofrecen en la Tabla 22. El aspecto que ofrecen es complejo pero su interpretación proporciona información de gran interés. La correlación entre el número muestral de especies y el número real es altamente significativa en la parcela A, pero no así en B. Ello nos indica que mientras en A la adición o supresión de especies temporales afecta al número muestral de especies, en B no existe esta relación. La interpretación de este hecho es simple: en B las especies que se suman a las constantes suelen ser raras y poco abundantes, por lo que sólo en pocas ocasiones proporcionan datos suficientes como para entrar en los análisis y afectar al número muestral de especies (Tabla 28). Por el contrario, en A las especies temporales son más abundantes y entran con mayor frecuencia en los análisis, estando de este modo correlacionados significativamente los números muestral y real de especies. Este hecho, que es una realidad contenida en los resultados del capítulo anterior, sirve para explicar otras diferencias entre ambas parcelas de estudio que veremos después.

En la parcela A, al aumentar el número mensual de especies coexistentes aumenta también el número de zonas mixtas del hábitat (cuadrículas) utilizadas cada mes, siendo significativa esta relación. Un poco paradójicamente y

contra lo que esta correlación podría hacernos esperar, al aumentar el número de especies y el de cuadrículas empleadas, la diversidad de utilización (H) no experimenta cambios significativos, pero sí la concentración (C), que sufre un incremento paralelo. Todo ello parece indicarnos que en general las especies que se añaden a la comunidad tienden a explotar secciones del hábitat previamente no utilizadas, aunque ello no implica aumento en el valor de H porque los factores de carga de estas nuevas zonas mixtas son muy pequeños en comparación con los otros y la expresión empleada en el cálculo de H es poco sensible a las categorías con p_i más pequeñas. Al aumentar el número de cuadrículas a base de zonas poco utilizadas, una medida relativa como es C habrá de responder también con un aumento, ya que la diversidad aumenta poco en relación con el incremento de su límite superior, y esto es lo que se produce en efecto.

Al considerar la utilización del hábitat en altura y por zonas estructurales, el número de especies está en todos los casos negativamente correlacionado con la concentración (C), pero en ninguna ocasión los coeficientes son significativos. Si consideramos válido el carácter negativo de los mismos por la insistencia de su aparición, podemos decir que estos resultados coinciden con la hipótesis que formulábamos arriba. En este caso, el número de zonas consideradas es bajo y siempre el mismo, por lo que la adición de especies sólo puede afectar a la distribución relativa de la utilización y por tanto a la concentración. El signo negativo de todas las correlaciones y la proximidad de algunos coeficientes a la significación estadística sugieren que las especies tienden efectivamente a añadirse en las zonas altitudinales y estructurales sometidas previamente a una utilización menos intensa. Sin embargo, el hecho de que la significación no se alcance nos indica que en las dos dimensiones anteriores del hábitat las nuevas especies afectan poco en conjunto a la distribución relativa de la utilización, tal vez debido a su escasa abundancia.

Resumiendo los párrafos anteriores, podemos afirmar que en la parcela A las especies temporales que se añaden al cúmulo de especies constantes tienden a utilizar zonas del hábitat previamente sometidas a un uso poco intenso, disminuyendo de este modo la concentración de la actividad respecto a altura y zonas estructurales, pero aumentando la concentración global por efecto de la escasa importancia relativa que estas zonas marginales tienen dentro del conjunto.

Hasta aquí hemos tratado únicamente de la parcela A. Los resultados para la parcela B son sin embargo algo diferentes. Aunque el signo de los coeficientes es el mismo que en A en casi todos los casos, las correlaciones no alcanzan la significación estadística. Recordemos aquí que en B el número muestral de especies varía poco a lo largo del año, apenas incluye especies temporales y no guarda relación con el número real, por lo que la sub-comunidad muestral es-

tudiada a lo largo del año está dominada por las especies de presencia constante. Ello hace difícil que los resultados puedan revelar tendencias de variación significativas. No obstante y al igual que en la parcela A, el número de cuadrículas utilizadas mensualmente ofrece una correlación positiva con el número de especies cercana a la significación. La correlación significativa entre H y el número muestral de especies, único punto de desacuerdo con los resultados de A, no es fácil de explicar dentro del conjunto y contradice al resto de los resultados, pudiendo ser debida al azar. Trabajando con niveles de significación de 0,05, la probabilidad de cometer un error de tipo I (rechazar la hipótesis nula cuando en efecto es cierta) es precisamente de 0,05, por lo que entre 30 correlaciones puede esperarse la aparición de error de tipo I en una ocasión ($30 \times 0,05 = 1,5$).

En el análisis anterior hemos supuesto implícitamente que cada conjunto mensual de datos es una muestra individualizada y un hecho independiente frente a los restantes. Ello sólo es cierto en parte, ya que la composición y estructura de la comunidad en un mes dado está influida de algún modo por las situaciones precedentes de las cuales constituye una prolongación temporal más o menos alterada. Este hecho puede haber afectado algo a los resultados, pero creemos que ha sido en un sentido conservativo, es decir, oscureciendo las correlaciones y alejándolas de la significación estadística. Esta opinión se fundamenta en la creencia de que muy probablemente los cambios temporales en la utilización del hábitat en función de la composición específica de la comunidad no se producen de modo "instantáneo", por lo que existe una especie de inercia en la comunidad que enmascara correlaciones del tipo de las efectuadas arriba. De cualquier modo, los resultados anteriores son interesantes en cuanto que revelan algo acerca del mecanismo interno de configuración de la comunidad y la manera ordenada con que parece llevarse a cabo. En los epígrafes siguientes volveremos a tratar estos aspectos desde distintos puntos de vista.

Por último, queremos destacar un aspecto contenido en la Tabla 22, siquiera sea de paso. Los valores absolutos de los coeficientes de correlación calculados para el número muestral de especies son superiores a los obtenidos para el número real. La diferencia es estadísticamente significativa ($U = 58$, $n_1 = n_2 = 15$, $p < 0,025$, test Mann-Whitney). Este resultado sugiere que las especies presentes en la comunidad pero no incluidas en los análisis por carencia de datos suficientes no parecen influir apreciablemente en los resultados, ya que los parámetros descriptivos de la utilización del hábitat se hallan más fuertemente correlacionados con el número muestral de especies. Esto era de esperar, ya que son precisamente las especies más abundantes y características las que dominan la subcomunidad muestral, la cual es por otra parte la fuente de los datos sobre utilización. Este hecho nos indica que el conjunto de especies ignoradas no influye decisivamente en la estructura de la comunidad.

5.— Crítica y síntesis.

El uso de los factores de carga que proporciona el método de Colwell-Futuyma como instrumentos para analizar la utilización del hábitat ofrece ventajas e inconvenientes. Por un lado, la información que proporcionan se deriva directamente de los datos reales de utilización por parte de las especies que integran la comunidad. Ello les confiere una fuerte dosis de objetividad, ya que reflejan el empleo del hábitat tal como la comunidad lo ejerce, lo cual es un rasgo positivo de este grupo de parámetros. Sin embargo, por su misma naturaleza matemática, el factor de carga de una zona dada es sensible tanto a la intensidad absoluta de utilización que la misma sufre como al grado de individualidad de ésta frente al resto; ello hace que los valores de d_j tiendan a aumentar artificialmente la importancia relativa de las zonas poco usadas y disminuir la de las zonas dominantes. Este inconveniente creemos que no ha de tener excesiva importancia cuando se trata, como en nuestro caso, de efectuar comparaciones entre datos afectados todos por el mismo tipo de error.

La contribución relativa de las distintas zonas en que podemos subdividir el hábitat a la utilización total, medida con d_j , refleja dos aspectos diferentes. Por una parte, la abundancia relativa de dichas zonas en el espacio tridimensional que el hábitat constituye, y por otra, el uso efectivo de las mismas por las especies. Es difícil delimitar el papel que juega cada uno de estos factores en los resultados. Zonas más abundantes sufrirán una utilización total más intensa, mientras que las más raras experimentarán intensidades menores. Lo ideal sería medir en el campo la abundancia real de cada zona y después comparar las frecuencias obtenidas con los correspondientes valores de d_j . Ello es prácticamente irrealizable. Es imposible imaginar un método objetivo capaz de cuantificar mediante valores plenamente comparables zonas tan cualitativamente dispares como el volumen de aire libre, la superficie del suelo o la disgregada periferia de las copas de las encinas. Por otra parte, se comprende fácilmente que es difícil asimilar, a efectos de su utilización por los pájaros, estratos tan diversos. Por ello y a falta del método perfecto de cuantificación, los factores de carga de las distintas zonas del hábitat pueden tenerse como fiables aproximaciones indirectas que son capaces de darnos información interesante y objetiva. Aunque probablemente la distribución relativa de los valores de d_j refleja básicamente la abundancia de las distintas zonas, ello no obsta para que los resultados ofrezcan una cuantificación realista de la actividad global de la comunidad de pájaros y creemos que a pesar de sus evidentes limitaciones el método ha revelado aspectos de importancia en la sucesión temporal de las comunidades estudiadas.

Para la mayor parte de la comunidad de Passeriformes, los encinares estudiados están constituidos esencialmente por dos elementos estructurales básicos: el suelo y las capas más externas de las copas de los árboles. Ambas zonas

experimentan elevadas intensidades de utilización, bastante superiores a las restantes fracciones del hábitat. La cobertura arbórea muy abierta (parcela B) o con algunos claros (parcela A) hace posible que el hábitat sea colonizado por especies típicas de espacios abiertos (Alaudidae), las cuales se suman a las especies forestales habituales que explotan el suelo (Turdidae, Fringillidae). La importancia relativa del suelo disminuye en verano, cuando el calor y la sequía convierten esta zona en un microhábitat adverso ocupado sólo por hormigas, cubierto irregularmente por retazos de hierba seca y en el cual se alcanzan temperaturas muy elevadas. Tan pronto las primeras lluvias hacen nacer la hierba y una abundante entomofauna hace acto de presencia otra vez tras el largo período seco, el suelo vuelve a registrar valores elevados de utilización por los pájaros. La disminución estival de importancia está causada por la desaparición de la mayoría de las especies asociadas (ver capítulo anterior); únicamente los Aláudidos parecen resistir las condiciones del suelo en verano. A pesar de su elevada importancia media anual, el suelo sufre pues ostensibles oscilaciones en su utilización, estrechamente relacionadas con los fenómenos climáticos.

Por el contrario, las zonas externas de las copas de las encinas (brotes, hojas, ramitas finas) experimentan escasas variaciones estacionales a lo largo del año y han de considerarse el elemento a la vez más importante y estable del hábitat. Su abundancia global y el elevado número de especies que hacen uso del mismo así lo determinan.

Entre las partes del hábitat empleadas sólo temporalmente, destaca el espacio de aire libre, cuya utilización tiene lugar sobre todo en primavera y verano; Hirundinidae y Muscicapidae son los principales usuarios de este recurso y la presencia estrictamente primaveral y estival que su carácter migratorio determina hace que el volumen de aire libre sea utilizado sólo en este período del año. La mayor diversidad de utilización global que se registra durante agosto y septiembre (Tabla 21) coincide precisamente con la presencia de numerosos migrantes en paso (ver capítulo anterior) que explotan el hábitat de una manera más diversificada.

Aunque la evidencia presentada no es demasiado concluyente, es interesante señalar aquí la escasa significación relativa que ofrece el matorral en la parcela A a pesar de su generalizada distribución. Aunque como veremos más adelante muchas especies lo emplean ocasionalmente, ninguna centra en él la mayor parte de su búsqueda de alimento, por lo que parece ser una zona potencialmente abierta a la colonización.

A juzgar por los resultados que hemos presentado en el apartado anterior, la progresiva conformación estacional de la comunidad no es independiente del número ni de la identidad de las especies presentes previamente: las especies temporales tienden a ocupar zonas del hábitat que no estaban utilizadas,

TABLA 23.— Porcentaje del total anual de segundos de observación que cada especie fue observada en las distintas zonas estructurales del hábitat. Los símbolos de éstas se describen en el texto.

PARCELA A.

ESPECIE	SUE	NAT	JA	TBI	TBE	TGI	TGE	AIR	Total anual (segundos)
<i>G. thaklas</i>	100,00	-	-	-	-	-	-	-	2,307
<i>L. arborea</i>	100,00	-	-	-	-	-	-	-	540
<i>H. rustica</i>	-	-	-	-	-	-	-	100,00	840
<i>H. daurica</i>	-	-	-	-	-	-	-	100,00	660
<i>L. senator</i>	3,05	-	-	-	75,33	16,71	5,09	-	1,179
<i>T. viscivorus</i>	91,60	-	-	4,07	4,31	-	-	-	393
<i>T. merula</i>	93,38	-	0,64	1,57	4,41	-	-	-	3,445
<i>E. rubecula</i>	18,43	9,24	1,02	10,97	37,48	20,73	2,13	-	3,810
<i>P. phoenicurus</i>	1,85	-	2,28	13,24	26,84	25,11	27,60	5,45	219
<i>P. collybita</i>	5,87	7,30	-	0,32	3,08	37,40	43,85	0,09	4,324
<i>P. trochilus</i>	0,44	2,12	-	0,59	1,34	23,98	71,33	0,29	2,731
<i>P. bonelli</i>	-	-	-	3,26	-	11,74	83,70	1,30	460
<i>R. ignicapillus</i>	0,16	2,49	-	1,65	3,24	69,37	22,98	-	1,884
<i>M. striata</i>	0,16	7,78	1,22	3,32	79,34	2,43	0,73	1,02	1,234
<i>F. hypoleuca</i>	4,12	4,05	-	7,64	68,41	9,86	4,63	1,31	1,532
<i>S. atricapilla</i>	0,03	-	-	10,46	-	19,93	61,56	-	411
<i>S. hortensis</i>	33,28	33,61	4,20	-	-	17,65	7,56	1,68	119
<i>S. borin</i>	-	-	-	-	-	94,43	5,57	-	341
<i>S. cantillans</i>	-	-	-	-	-	34,76	65,24	-	251
<i>A. caudatus</i>	-	3,02	-	1,51	2,45	85,71	7,30	-	1,589
<i>C. brachyactyla</i>	0,61	0,30	28,03	49,67	18,15	3,26	-	0,10	7,759
<i>S. europaea</i>	1,90	5,98	8,23	48,77	24,06	8,09	2,85	0,11	7,426
<i>P. caeruleus</i>	0,96	4,35	0,22	2,63	8,10	79,18	50,51	0,04	27,821
<i>P. cristatus</i>	2,33	1,56	0,10	10,62	25,93	46,89	12,49	0,05	3,907
<i>P. major</i>	43,22	13,20	0,08	2,31	13,71	25,00	3,39	0,08	4,900
<i>S. unicolor</i>	100,00	-	-	-	-	-	-	-	264
<i>F. coelebs</i>	64,04	1,93	0,10	1,84	11,77	23,68	16,64	-	6,892
<i>S. serinus</i>	41,89	-	-	-	3,98	29,35	24,78	-	678
<i>C. carduelis</i>	76,74	-	-	9,97	-	-	13,29	-	303

TOTAL: 83.217

PARCELA B.

ESPECIE	SUF	MAT	TA	TBI	TBE	TCI	TCE	AIR	Total anual (segundos)
G. theklae	100,00	-	-	-	-	-	-	-	330
L. arborea	100,00	-	-	-	-	-	-	-	1.628
H. rustica	-	-	-	-	-	-	-	100,00	1.500
D. urbana	-	-	-	-	-	-	-	100,00	420
L. senator	3,01	9,21	20,10	1,34	57,62	8,71	-	-	597
T. merula	87,95	5,37	0,26	2,41	2,12	0,47	1,41	-	3.817
E. rubecula	31,41	1,92	5,38	10,33	35,87	14,40	0,63	0,06	6.619
B. collybita	17,85	1,48	1,75	-	2,24	35,43	39,91	1,35	2.230
B. trochilus	0,61	-	-	-	2,60	36,09	57,95	2,75	654
R. ignicapillus	-	-	-	0,55	10,68	75,84	12,93	-	2.003
M. striata	-	-	-	-	4,92	-	89,77	5,30	364
F. hypoleuca	2,03	-	9,03	4,29	51,02	3,95	25,40	4,29	886
S. hortensis	-	50,98	-	-	7,64	41,40	-	-	157
S. melanocephala	-	14,93	-	-	-	67,29	17,76	-	214
S. cantillans	-	-	-	3,81	3,65	36,83	55,08	0,63	630
A. caudatus	-	1,86	-	0,90	6,58	85,79	4,87	-	1.991
C. brachydactyla	0,20	0,08	37,05	46,29	10,40	5,81	0,10	0,07	5.973
S. europaea	3,15	0,56	16,13	51,92	20,81	6,62	0,66	0,33	6.088
F. caeruleus	2,02	1,41	0,24	4,14	6,16	52,91	53,05	0,04	13.656
F. cristatus	19,59	0,49	-	6,26	36,45	30,73	6,45	0,05	4.074
P. major	74,30	5,30	0,17	1,58	7,36	10,13	0,64	-	1.708
S. unicolor	70,73	-	-	-	23,27	-	-	-	159
F. coelebs	66,29	0,58	-	0,22	4,80	23,27	4,70	-	6.868
S. serinus	88,65	-	-	-	-	11,35	-	-	423
E. cia	87,01	-	-	-	2,99	-	-	-	167

TOTAL: 63,056

por lo que su adición a la comunidad aumenta el número de zonas mixtas empleadas por el conjunto de especies. Claros ejemplos de esto los tenemos en los cazadores aéreos (*Hirundinidae*, *Muscicapidae*) y el Petirrojo (*Erithacus rubecula*) como más adelante podremos ver. Parece apreciarse también que las especies temporales tienden a explotar el hábitat de un modo marginal respecto a las de presencia constante. El predominio numérico de esta últimas (aprox. 75% de los individuos de la comunidad) deja suponer que exploten las zonas más abundantes y productivas del hábitat, por lo que las especies temporales deben quizás estar forzadas a emplear zonas marginales. La evidencia presentada hasta ahora no permite sin embargo hacer más puntualizaciones sobre este hecho.

Como resumen, podemos afirmar que los cambios en composición y abundancia que la comunidad de Passeriformes experimenta estacionalmente traen consigo apreciables cambios en la distribución de la actividad alimenticia entre las distintas partes del hábitat. Estos dependen de la identidad de las especies coexistentes y de la naturaleza constante o temporal de las mismas.

Empleo individual del hábitat por las distintas especies

En el apartado anterior hemos visto el uso a que el hábitat estaba sometido por parte de la comunidad, considerada ésta en conjunto y como un bloque indiferenciado. Sin embargo, la comunidad la constituyen poblaciones discretas de especies individuales y es interesante conocer cómo explota el hábitat físico cada una de ellas. Ello es condición previa para abordar posteriormente el estudio de las superposiciones interespecíficas en el uso del espacio. La información que hemos reunido sobre la utilización alimenticia del hábitat por parte de las distintas especies de Passeriformes es muy abundante (83,217 y 63,056 segundos netos de observación en A y B respectivamente), por lo que su exposición detallada por meses, parcelas, especies y categorías del hábitat sería demasiado larga y en cierto modo inútil por tratarse de datos brutos. Como pretendemos únicamente en este apartado dar una idea global del modo de utilización seguido por cada especie, hemos optado por exponer sólo un resumen de la información disponible.

Para cada especie se han acumulado los datos mensuales de utilización (segundos/zona) en un total anual que refleja las condiciones globales a lo largo del período de estudio. El perfil de utilización de cada especie se obtuvo calculando los porcentajes correspondientes a las distintas zonas del hábitat con respecto al total anual de segundos de observación. De este modo pueden compararse de modo inmediato los perfiles de especies con distintos totales de observación derivados de una abundancia diferencial de las mismas. Sólo hemos tratado aquí la utilización del hábitat con respecto a sus zonas estructurales, ya que ofrecer simultáneamente la información referida a la dimen-

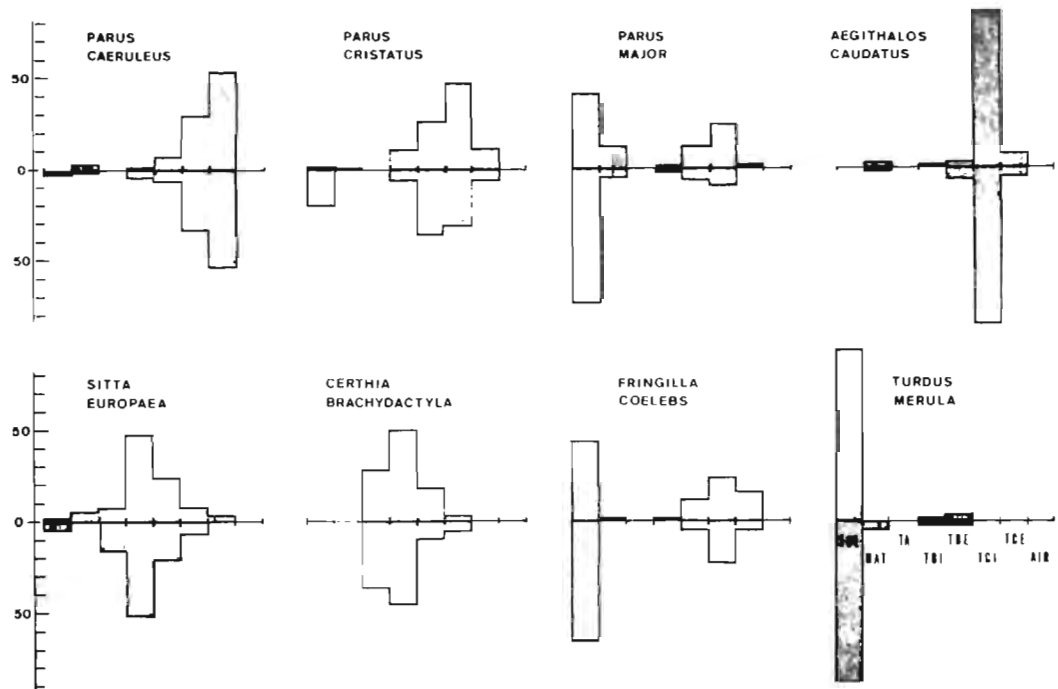


Figura 36.— Perfil anual de utilización del habitat por algunas especies de presencia constante. En la escala horizontal se representan las ocho zonas estructurales consideradas (símbolos descritos en el texto); en la vertical, segundos de observación que la especie emplea en cada zona, expresado como porcentaje respecto al total anual de observaciones (Tabla 23). La mitad superior de cada figura corresponde a la parcela A, la inferior a la parcela B. Todas las especies representadas proporcionaron al menos 1.000 segundos netos de observación al cabo del año.

sión altitudinal ofrece menos interés una vez que fué demostrada arriba la estrecha vinculación existente entre ambas dimensiones.

Para las especies de presencia constante, además de la situación media anual se ha estudiado también la variación estacional en la utilización del hábitat y los resultados se discuten en la segunda parte de este apartado.

1.— Tipos generales de utilización.

Los resultados se recogen en la Tabla 23 para la totalidad de las especies implicadas en los análisis. En las Figuras 36 y 37 se presentan los perfiles de utilización de las especies con mayor cantidad de datos y más características de la comunidad. Como cabía esperar, las líneas generales coinciden en conjunto con los resultados vistos anteriormente: el suelo y las dos capas periféricas de la copa acaparan las mayores intensidades de utilización y son las zonas empleadas por mayor número de especies. Sin embargo, puede apreciarse que a pesar del reducido número de zonas estructurales, existe una gran diversidad de formas de explotación del hábitat. Aunque la aparición de varios grupos de especies con perfiles similares sugiere la posibilidad de realizar una clasificación de las mismas, dejamos este interesante aspecto para ser tratado en detalle en un apartado posterior.

Resalta en la Tabla 23 el estrecho paralelismo existente entre las dos parcelas de estudio en cuanto a los perfiles de utilización de la mayoría de las especies. Esto se manifiesta aún más claramente en la simetría que ofrecen los gráficos de las Figuras 36 y 37. Las discrepancias más apreciables se presentan en aquellas especies que han proporcionado menor cantidad de segundos netos de observación, por lo que deben ser atribuidas a deficiencias del muestreo en estas especies poco abundantes. En las especies de presencia constante y por tanto mayor abundancia de datos, la simetría de los gráficos (Fig. 36) es casi perfecta. Una apreciable e interesante diferencia la muestran *P. cristatus* y *P. major*, que en la parcela B utilizan el suelo con mayor asiduidad que en A. Aunque en menor grado, *P. collybita*, *E. rubecula*, *S. europaea* y *F. coelebs* exhiben el mismo tipo de diferencia entre las dos parcelas, explotando el suelo más frecuentemente en B. La mayor disponibilidad de suelo abierto que ofrece este encinar debe ser responsable de estas diferencias.

Entre las especies de presencia constante existen tres restringidas al suelo (*G. theklae*, *L. arborea*, *T. merula*), dos que emplean mayoritariamente los troncos (*S. europaea*, *C. brachydactyla*), otras dos que usan simultáneamente el suelo y las copas (*P. major*, *F. coelebs*) y tres prácticamente restringidas a las partes externas de las copas (*P. caeruleus*, *P. cristatus*, *A. caudatus*). Entre las temporales, más numerosas, existen casi todos los tipos anteriores más el correspondiente al uso exclusivo (Hirundinidae) o apreciable (Muscicapidae) del aire libre, el cual falta totalmente entre las especies constantes. No existen

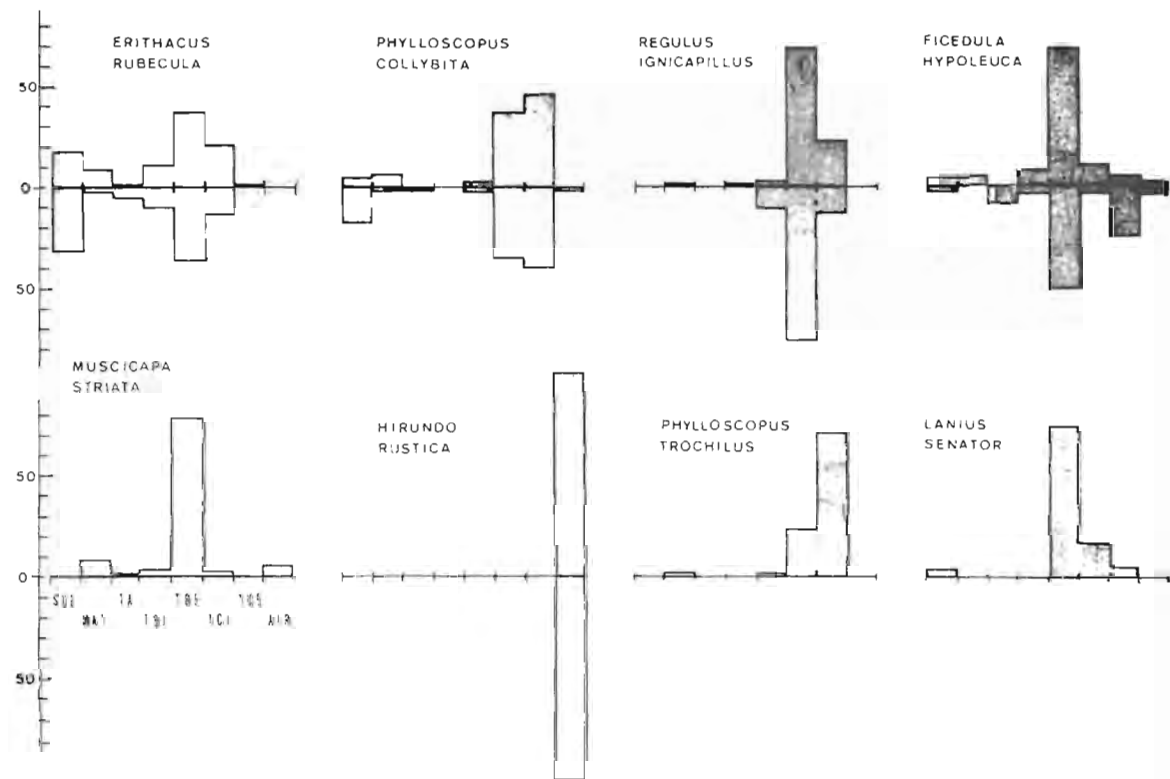


Figura 37.— Perfil anual de utilización del hábitat por algunas de las especies de presencia temporal. Ver Fig. 36 para explicación de los gráficos. Todas las especies representadas proporcionaron al menos 800 segundos netos de observación al cabo del año. Algunas especies no alcanzaron en la parcela B esta cifra y no se han representado.

por el contrario especies temporales que usen exclusivamente los troncos y ramas gruesas.

El tipo de empleo del hábitat está estrechamente relacionado con el comportamiento alimenticio seguido por cada especie. Aquéllas que habitualmente obtienen sus presas avizorando o papamosqueando emplean con gran frecuencia las ramas externas del árbol de grosor medio, TBE (ver p. ej. *L. senator*, *M. striata*, *F. hypoleuca*), las cuales sirven como posaderos desde donde observar sus terrenos de caza. En estas especies, los perfiles de utilización obtenidos no describen realmente el uso del hábitat si no se tiene en cuenta también la modalidad de comportamiento alimenticio seguida. Conviene tener en cuenta estos aspectos al observar los datos contenidos en la Tabla 23.

2.— Evolución estacional del modo de utilizar el hábitat.

Las especies que permanecen a lo largo de todo el año formando parte de la comunidad son, desde un punto de vista teórico, los candidatos más probables para mostrar cambios estacionales en su modo de utilizar el hábitat físico. La necesidad de afrontar las diversas condiciones ambientales que podemos suponer se suceden a lo largo de un ciclo anual debe quizás forzarlas a modificar sus normas de conducta y la manera de explotar el hábitat. Su continuada presencia y su mayor abundancia sirven además para proporcionar información más abundante, por lo que en estas especies podemos estudiar este aspecto con más facilidad.

Diversos autores han documentado cambios apreciables producidos a lo largo del año en los tipos de utilización del hábitat de algunos passeriformes, generalmente en latitudes templadas (p. ej.: HARTLEY 1953, GIBB 1954, STALLCUP 1968) y boreales (HALL y HANSSON 1975, ULFSTRAND 1976). En estas regiones, las alteraciones del comportamiento alimenticio suelen responder a la fuerte estacionalidad del medio que el carácter caducifolio de muchos hábitats, las superpoblaciones estacionales de orugas defoliantes y la adversidad de los inviernos, confieren al entorno de la comunidad (MACARTHUR 1959, MORSE 1971). A la vista de esto, es interesante investigar los posibles cambios anuales que se produzcan en el modo de explotar el hábitat entre las especies constantes de nuestros encinares, ya que en estos la estacionalidad es de muy distinta naturaleza a la que tiene lugar en climas templados y nórdicos.

Los datos relacionados con la evolución anual del uso del espacio por las especies constantes se ofrecen en el Apéndice 5 para las dos parcelas de estudio. Un resumen de los mismos se presenta en la Figura 38. No se han tenido en cuenta a *G. theklæe*, *L. arborea*, *T. merula* y *A. caudatus*; todas estas especies, aunque de presencia constante, utilizan casi o exclusivamente una sola zona del hábitat (el suelo las tres primeras, TCI la última) y podemos decir ya

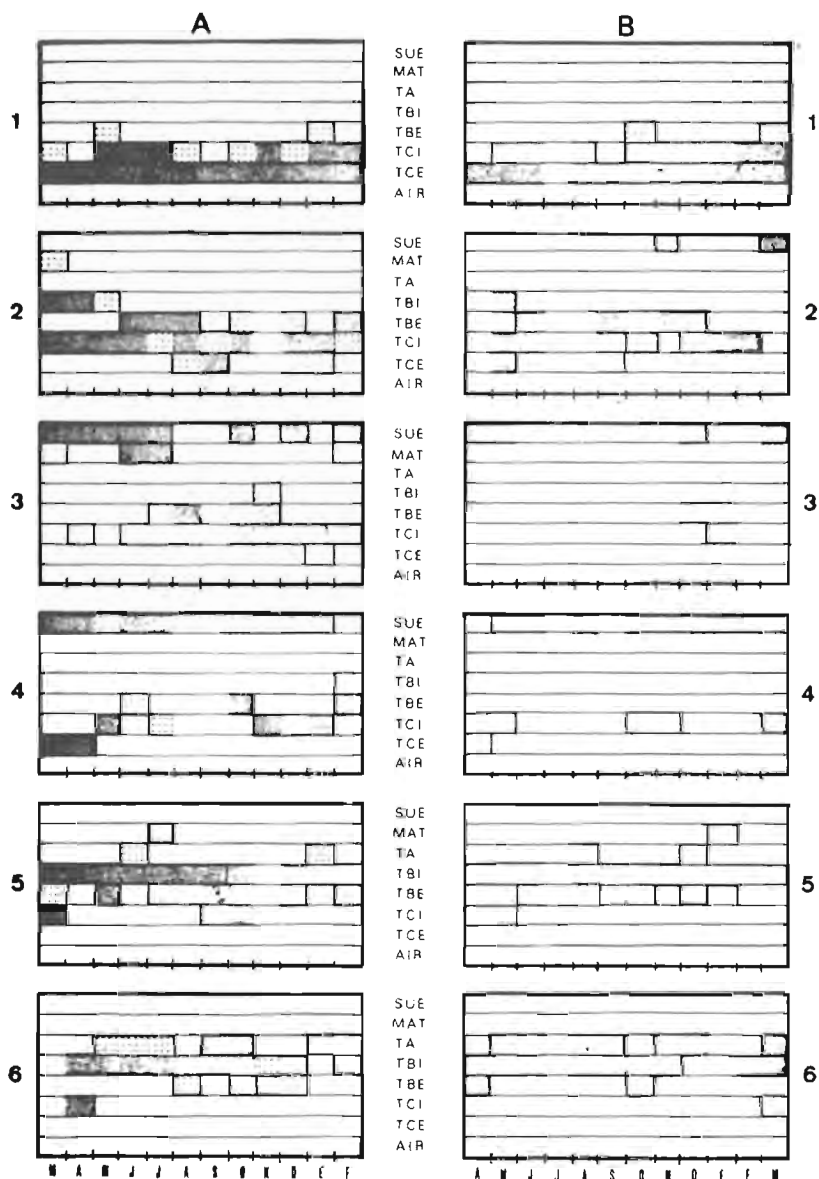


Figura 38.— Evolución anual en la utilización del habitat por seis especies de presencia constante. Cada par horizontal de gráficos se refiere a la misma especie (ver numeración después) en las parcelas A (izquierda) y B (derecha). En la escala horizontal se representan meses y en la vertical las zonas del habitat (símbolos descritos en el texto). Nótese el desfase de un mes existente entre las escalas horizontales de A y B, debido a diferencias en el período de estudio de ambas parcelas. Para cada mes se han rayado la zona o zonas que absorben al menos 50% del tiempo de observación. En punteado, zona (s) suplementaria(s) hasta completar el 75% del total mensual de observación. 1, *P. caeruleus*. 2, *P. cristatus*. 3, *P. major*. 4, *F. coelebs*. 5, *S. europaea*. 6, *C. brachydactyla*.

aquí que no muestran ninguna alteración estacional en su comportamiento, al menos en cuanto a las zonas que estamos considerando.

Entre las seis especies representadas (Fig. 38) encontramos unas que muestran gran constancia anual en su empleo del hábitat y otras que ofrecen cambios estacionales apreciables. El Herrerillo Común (*P. caeruleus*) es la especie más uniforme y esto se manifiesta en las dos parcelas. Las hojas y brotes de la encina (TCE) son durante todo el año el sustrato que absorbe la mayor parte de su actividad alimenticia.

Durante la primavera, *Parus major* concentra su actividad en el suelo, pasando durante otoño e invierno a emplear con mucha frecuencia las zonas internas de la copa (TCI). Esto es aplicable sobre todo a la parcela A, aunque los escasos datos referidos a B tienden a revelar una tendencia similar. Aunque de manera menos clara, el Pinzón (*F. coelebs*) muestra también algunos cambios estacionales en la distribución de su actividad alimenticia: en la parcela B, el empleo de las copas de la encina está restringido a la primavera (marzo, abril, mayo), época en la que prácticamente abandona el suelo, su sustrato habitual durante el resto del año. Esta tendencia no es compartida por la parcela A, donde suele emplear regular y simultáneamente las copas y el suelo.

Las tres especies restantes (*P. cristatus*, *S. europaea*, *C. brachydactyla*) presentan en las dos parcelas cambios mensuales en la distribución de su actividad alimenticia, pero no se aprecian tendencias globales consistentes.

Los cambios estacionales en la utilización del hábitat pueden ser motivados por alteraciones en la disponibilidad y distribución del alimento, interacciones entre especies, o ambas. En unos pocos casos, es clara la relación entre los cambios estacionales vistos arriba y las disponibilidades alimenticias. La abundancia primaveral de orugas defoliantes en TCI y TCE trae consigo un empleo más intenso de esas zonas por parte de *P. caeruleus*, *F. coelebs* y *S. europaea* (Fig. 38). El generalizado abandono del suelo durante el verano debe atribuirse a la sequía y la adversidad estival de esa zona. El uso invernal de las copas que hace *P. major* está en gran parte relacionado con la búsqueda activa de bellotas, las cuales toma del árbol antes de que caigan al suelo. Por el contrario, en primavera utiliza intensamente el suelo, donde se dedica entonces a la captura de los abundantes invertebrados que allí se encuentran.

Otros cambios son difíciles de relacionar con alteraciones producidas en el hábitat, sobre todo por la imposibilidad de conocer en detalle los cambios temporales en la distribución, abundancia, categorías taxonómicas, tamaño, etc., de las presas consumidas por las numerosas especies que integran la comunidad. A pesar de ello, los resultados obtenidos nos sirven para comprobar, con independencia de su causalidad, que algunas especies constantes no juegan siempre el mismo papel en la comunidad a lo largo del año. Aunque no seamos capaces de establecer las causas de todos los cambios estacionales en

comportamiento, la conclusión anterior es importante por sí misma y queremos que sea el único punto a retener de este breve apartado.

3.— Selección y utilización del hábitat por el género *Parus*.

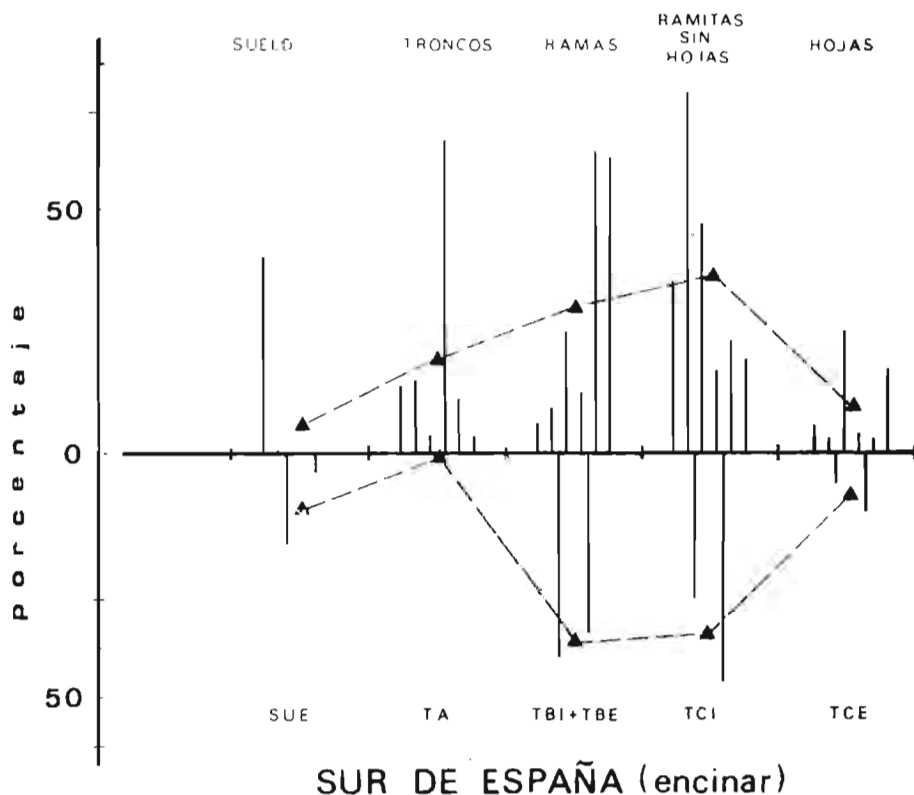
En gran medida, la configuración morfológica de una especie la capacita para explotar con provecho ciertos hábitats concretos y, dentro de ellos, determinadas zonas estructurales. A pesar de la plasticidad que cabe suponerle a las especies, el tipo de hábitat elegido preferentemente y el modo de explotación del mismo son características inherentes a cada una de ellas, relacionadas en último término con su anatomía y fisiología (GASTON 1974, KARR y JAMES 1975, PARTRIDGE 1976). De acuerdo con esto, podemos esperar que una misma especie presente cierta constancia geográfica en cuanto a las zonas del hábitat empleadas en su búsqueda de alimento.

Comparando nuestros resultados con los publicados para distintas comunidades europeas, los razonamientos anteriores se revelan esencialmente válidos. Al igual que en nuestra área de estudio, *P. caeruleus* busca en los robledales europeos su alimento en las hojas y ramitas periféricas de las copas (COLQUHOUN y MORLEY 1943, HARTLEY 1953, EDINGTON y EDINGTON 1972). *Sitta* y *Certhia* (en este caso *C. familiaris*) ocupan por doquier los troncos y grandes ramas (GIBB 1954, EDINGTON y EDINGTON 1972). La constancia del Mito (*A. caudatus*) en utilizar casi exclusivamente las ramitas (TCI) se aprecia también en otras regiones europeas (HARTLEY 1953, GIBB 1954).

Sin embargo, un punto interesante para estudiar en detalle es el caso del Herrerillo Capuchino (*P. cristatus*). Esta especie es un típico habitante de bosques de coníferas en toda su área de distribución (SNOW 1954) y, como ya señalamos, su presencia en nuestros encinares es un interesante hallazgo. ¿Cambia este Herrerillo su modo de explotar el hábitat al pasar al encinar y compartir el espacio con especies de las que habitualmente está separado por su distinta selección de hábitat?.

Comparando nuestros datos con los resultados publicados para Escandinavia por ALERSTAM et al. (1974), NILSSON y ALERSTAM (1976) y ULFSTRAND y NILSSON (1976) (Fig. 39), resulta bien patente que a pesar de la importante diferencia en el tipo de hábitat ocupado, la especie elige en ambas regiones las mismas zonas estructurales para procurarse el alimento: ramitas finas sin hojas y ramas medianamente gruesas del interior de los árboles. Ni las hojas de la encina ni las acículas de las coníferas parecen ser sustratos favorecidos por la especie. El suelo es moderadamente utilizado en los dos tipos de hábitat. El único punto de desacuerdo está en el uso del tronco, frecuentemente empleado por *cristatus* en las coníferas. Esta diferencia es resultado a su vez de la gran diferencia cualitativa existente entre el tronco principal de las encinas, corto y bajo, y el tronco de pinos y abetos, que se prolonga a lo

ESCANDINAVIA (coníferas)



SUR DE ESPAÑA (encinar)

Figura 39.— Utilización de distintas zonas de hábitat por *P. cristatus* en bosques de coníferas escandinavos y nuestros encinares de estudio. Los porcentajes se refieren a número de observaciones (en coníferas) o número de segundos (encinares) en que la especie permanecía buscando alimento en cada zona. Las líneas verticales se refieren a localidades y fechas concretas. Los datos de nuestros encinares son los totales anuales de las parcelas A y B reflejados en la Tabla 23. Las líneas de trazo y punto unen los porcentajes medios representados por cada zona (triángulos). Aunque las zonas estructurales de coníferas (pinos y abetos en este caso) y encinas no son estrictamente comparables, se han agrupado los datos originales en zonas lo más similares posibles para poder efectuar las comparaciones. Los datos de las seis comunidades escandinavas están extraídos de ALERSTAM et al. (1974), NILSSON y ALERSTAM (1976) y ULFSTRAND y NILSSON (1976). Se han escogido estos trabajos entre otros posibles por tratarse de un grupo de investigadores con criterios unificados acerca de la subdivisión del hábitat. Se refieren a bosques de pinos, abetos y mixtos en localidades de Suecia, Dinamarca y Finlandia en distintas épocas del año, por lo que pueden considerarse representativos de las condiciones medias.

largo de todo el árbol formando un eje que es accesible desde todas las ramas laterales. A pesar de haberlos hecho corresponderse en la Fig. 39 para completar el conjunto, ambos "troncos" no son realmente comparables.

Con la salvedad anterior, puede afirmarse que los rasgos generales del comportamiento de *P. cristatus* en cuanto a su empleo del hábitat, coinciden en las coníferas (su hábitat usual) y nuestra zona de estudio, donde ocupa un hábitat marginal. Es interesante señalar la aparente plasticidad que revela la especie en el uso de distintos sustratos, ya que existen importantes cambios de unas localidades escandinavas a otras y entre épocas del año (Fig. 39). Esta plasticidad puede ser responsable de su capacidad para colonizar otros hábitats en ciertas ocasiones.

En las comunidades escandinavas asentadas en bosques de coníferas, *P. cristatus* coexiste habitualmente con varias otras especies del mismo género, típicas de coníferas como él y de las cuales difiere en el modo de emplear el hábitat (*ater* y *montanus* sobre todo; según la región y tipo de hábitat, también *major*) (LACK 1971). Expuesto de un modo simple y esquemático, *ater* explota casi exclusivamente las acículas y porciones más externas del árbol, *major* usa el suelo y ramas gruesas, y *montanus* utiliza sobre todo el tronco y ramas medianas sin hojas. Dentro de este esquema, *cristatus* se sitúa en una posición intermedia entre *ater* y *montanus*, mostrando una cierta amplitud en su empleo del hábitat y bastante plasticidad (Fig. 39) (LACK 1971, ALERSTAM et al. 1974, NILSSON y ALERSTAM 1976, ULFSTRAND y NILSSON 1976).

En las comunidades de bosques caducifolios europeos habita otro grupo bien definido de *Parus*; éste suele estar constituido por *caeruleus* (utiliza hojas sobre todo), *palustris* (ramas y ramitas principalmente) y *major* (suelo y parte de la copa), aunque en las Islas Británicas pueden añadirseles en ocasiones *ater* y *montanus* en bajas densidades (GIBB 1954, LACK 1971). De este numeroso grupo de especies, sólo *caeruleus* y *major* persisten en la casi totalidad de los encinares de la Península Ibérica (Obs. pers.); el primero de ellos utiliza extensivamente las hojas y ramitas finas de la copa, mientras que el segundo emplea suelo y ramas regularmente, tal como vimos arriba. Al faltar *palustris* (restringido en España a zonas pirenaicas, cantábricas y del Sistema Ibérico), quedan vacantes de utilización por el género *Parus* las ramas de la encina.

Este hecho plantea alternativas muy interesantes. ¿Responden de algún modo *caeruleus* y *major* con su comportamiento a la ausencia de un competidor por el espacio? ¿Afecta de algún modo la presencia local de *cristatus* a la distribución espacial de la actividad de las otras dos especies?. Teóricamente, es previsible que en la mayoría de los encinares, donde sólo *caeruleus* y *major* coexisten, estas dos especies deben expandir su actividad alimenticia sobre zonas del árbol marginales y menos óptimas para sus fenotipos, pero inexplota-

das por cualquier otra especie. Cabe esperar además que cuando esté presente *cristatus*, un competidor superior en esos sustratos marginales, se produzca una concentración en los nichos de *caeruleus* y *major*, dirigida a disminuir la superposición espacial de cada una con *cristatus*. Por último, otra predicción es que la contracción debe ser más intensa en *caeruleus*, mucho más parecido en tamaño y costumbres, con quien probablemente debe producirse mayor interacción competitiva.

Dentro de un estudio actualmente en curso sobre los Passeriformes de aquella comarca, en marzo y abril de 1975 realizamos observaciones sobre utilización del hábitat en un encinar puro ("El Chinche") situado a 6 km. al norte de Villanueva de Córdoba y 175 km. al ENE de nuestra área principal de estudio. Se trata de un encinar adhesado típico, con ausencia absoluta de matorral, dedicado a ganadería. Aunque la densidad de árboles es menor que en cualquiera de nuestras parcelas (aprox. 50 piés/Ha) y estos son más viejos y de mayor tamaño, la estructura general de las encinas es idéntica por haber sido sometidas tradicionalmente al mismo tipo de manejo humano. La composición taxonómica de la comunidad de Passeriformes es esencialmente la misma, a diferencia que *Parus cristatus* está ausente y las únicas especies del género son *caeruleus* y *major*.

Para efectuar la comparación entre nuestra zona de estudio y "El Chinche" hemos calculado los porcentajes medios de utilización de cada zona del hábitat por *caeruleus*, *cristatus* y *major* en las parcelas A y B durante febrero, marzo y abril, eliminando de los cálculos toda utilización referida al matorral por carecer de este sustrato el encinar de Córdoba. Para calcular la concentración de la actividad de cada especie utilizamos la expresión

$$B_i = 1 / \sum_i p_i^2$$

siendo $i = 1, 2, \dots, 6$ = número de zonas estructurales, p_i = proporción del tiempo total registrada en la zona i . Los resultados se muestran en la Figura 40.

En ausencia de *cristatus*, tanto *caeruleus* como *major* exhiben mayor amplitud de nicho que cuando coexisten las tres en simpatria local. *Caeruleus* distribuye más homogéneamente su actividad entre los distintos sustratos y se concentra menos en las hojas y ramitas (TCI, TCE). Paralelamente, *major* emplea con mayor frecuencia los troncos, ramas y partes externas de la copa. Cuando *cristatus* forma parte de la comunidad, la actividad de *major* se concentra en el suelo y la de *caeruleus* en hojas y ramitas, mientras que *cristatus* distribuye su búsqueda de alimento de modo algo eclético entre varios sustratos. Comparando los valores de B_i , puede apreciarse que la intensidad de la contracción es mayor en *caeruleus*, tal como era de esperar. Aunque esta evidencia se refiere sólo a dos localidades y una época del año muy concreta,

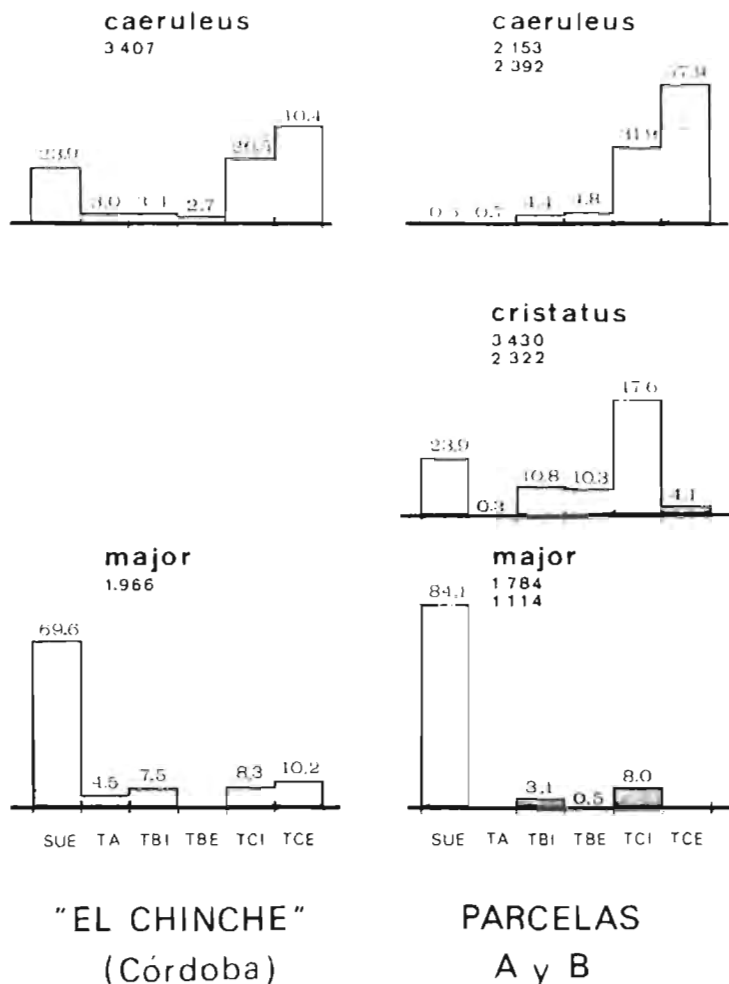


Figura 40.— Utilización alimenticia del habitat por *Parus caeruleus* y *P. major* en condiciones de ausencia (izquierda) y presencia (derecha) de *P. cristatus*. Las cifras sobre las columnas de los histogramas expresan el porcentaje del total de segundos de observación que la especie fue registrada en cada zona del habitat (símbolos descritos en el texto). Se han suprimido las observaciones asociadas a matorral en A y B por carecer el encinar de "El Chínche" de este sustrato. A la derecha, valores medios de las parcelas A y B durante 02, 03 y 04, 1975. A la izquierda, resultado de observaciones en 03 y 04, 1975 (3.089 y 785 segs. netos de observación para *caeruleus* y *major*, respectivamente). Las cifras inmediatamente debajo del nombre específico son una medida de amplitud de nicho (ver texto) calculada a partir de las proporciones halladas. Se muestran separadamente la amplitud en A (cifra superior) y B (inferior). Puede apreciarse cómo la presencia de *cristatus* se traduce en una visible concentración de los nichos de *caeruleus* y *major*.

estos resultados son muy reveladores y concuerdan plenamente con las predicciones realizadas arriba.

Además de estos cambios en el comportamiento alimenticio de *caeruleus* y *major*, la presencia de *cristatus* induce alteraciones morfológicas en *caeruleus*, su más inmediato competidor (Tabla 24). Cuando coexiste con *cristatus* en Huelva, el pico de *caeruleus* es significativamente más corto (algo más de 0,5 mm. de diferencia en promedio) que cuando aquella especie está ausente. En este último caso, el pico de *caeruleus* es de longitud muy similar al de *cristatus* cuando ambos están en simpatria local. Se trata pues de un claro desplazamiento morfológico inducido por la presencia de *cristatus*. Por el contrario, *major* no experimenta ninguna variación en la longitud del culmen de una localidad a otra, lo cual concuerda con la respuesta también poco apreciable que sufre su comportamiento (Fig. 40). La longitud del pico es una variable con gran sentido ecológico (HESPENHEIDE 1973), por estar íntimamente vinculada a la actividad alimenticia de cada especie y por ello la hemos elegido para establecer las anteriores comparaciones. Estos resultados no hacen pues más que confirmar el carácter competitivo de las alteraciones en el comportamiento alimenticio vistas arriba.

La simpatria local de las tres especies de *Parus* en nuestra zona de estudio es una situación que parece ser posterior en el tiempo a la simple coexistencia de *major* y *caeruleus*. La evidencia en favor de esto es limitada e indirecta, pero apoya esta hipótesis. En la actualidad, la ocupación de encinares por *cristatus* está restringida a comarcas del norte de Huelva y Sevilla (observ. pers. y F. Barrera, com. pers.). En ciertas localidades de esta última provincia la especie era desconocida hace tan sólo cuatro años, habiéndose constatado desde entonces su presencia y nidificación regular, aunque en bajas densidades (F. Barrera, com.pers.), pasando a coexistir allí con las otras dos especies. Ello parece sugerir, junto con la relativa abundancia de *cristatus* en los encinares del norte de Huelva, que la especie está colonizando este hábitat desde el oeste, entrando a ocupar encinares explotados previamente sólo por *caeruleus* y *major*. Hasta hace sólo unos años, han existido en el noroeste de Huelva importantes masas forestales de coníferas (*Pinus*), plantadas artificialmente, de las que en la actualidad sólo quedan algunos retazos. En dichas zonas *cristatus* era moderadamente abundante, como aún lo es en extensos pinares de *P. pinea* situados al sur, en llanuras premarismas de Sevilla (términos de Aznalcázar y Villamanrique; observ. pers.). Estos últimos pinares son muy antiguos y es la masa de coníferas más importante cercana a Sierra Morena occidental, pudiendo proceder de ellos los *cristatus* colonizadores en el caso de que efectivamente se haya producido la expansión hacia el este que hemos sugerido. De cualquier forma, la realidad de esta invasión sólo podrá ser admitida o rechazada al cabo de los años. Con independencia de esto, la presencia local de *cris-*

tatus en un hábitat poco usual para la especie, junto con la generalizada ocupación del encinar por *caeruleus* y *major* en el resto de la Península Ibérica, parece indicarnos que la colonización de *cristatus* se ha producido con posterioridad a la situación de simple coexistencia de las otras dos especies.

Hasta aquí, ha quedado demostrada la compresión y desplazamiento que sufren los nichos de *caeruleus* y *major* en presencia de *cristatus*. Sin embargo, resulta mucho más difícil aportar evidencia en favor de una expansión de aquellas dos especies en respuesta a la desaparición de *palustris*. No son comparables nuestros datos con los obtenidos por otros autores en bosques caducifolios europeos, ya que la estructura física de ambos tipos de bosque es muy diferente, por lo que no podemos efectuar comparaciones del tipo de la que se ha realizado en la Fig. 40. Sin embargo, sí parece claro que *cristatus*, sin alterar esencialmente su comportamiento alimenticio (Fig. 39), explota el encinar del mismo modo que lo hace *palustris* en los robledales (compárense nuestros datos con los referidos a esta última especie publicados por HARTLEY 1953, GIBB 1954, EDINGTON y EDINGTON 1972). En el terreno de las

TABLA 24. - Longitud del culmen (medido desde el plumaje hasta su extremo) en dos poblaciones andaluzas de *Parus spp.* con y sin *P. cristatus* ("El Chinche", Villanueva de Córdoba; "Caravales", Higuera de la Sierra, Huelva). \bar{x} , media muestral. n, tamaño de la muestra. s^2 , varianza muestral. Entre paréntesis, número de ejemplares medidos en campo (primera cifra) y en la colección de la Estación Biológica de Doñana (segunda cifra). Los ejemplares de "El Chinche" fueron todos medidos en campo. Puede apreciarse que en presencia de *cristatus*, el pico de *caeruleus* se hace significativamente más corto, alejándose así de las dimensiones de aquella especie. La longitud media del pico de *major* no experimenta cambios significativos de una localidad a otra.

ESPECIE.		LOCALIDAD .		t Student
		"El Chinche"	"Caravales".	
<i>Parus major</i>	\bar{x}	10,69	10,72	t = 0,147 p > 0,5
	n	10	17(4,13)	
	s^2	0,2750	0,2241	
<i>Parus cristatus</i>	\bar{x}	ausente	8,20	-
	n		8(0,8)	
	s^2		0,1025	
<i>Parus caeruleus</i>	\bar{x}	8,07	7,52	t = 3,133 p < 0,01
	n	15	25(11,14)	
	s^2	0,1707	0,3480	

conjeturas, es razonable suponer que si *cristatus* usa el hábitat tal como lo hace *palustris* en robledales europeos y su adición a la comunidad provoca una compresión de los nichos de *caeruleus* y *major*, ello es porque previamente estas dos especies habrían ampliado en algo su espectro de utilización tras la desaparición de *palustris*. Es evidente el interés que presenta este complejo tema de cara a posibles estudios futuros.

Es difícil demostrar en comunidades naturales fenómenos competitivos, pero existen diversos tipos de evidencia circunstancial que habitualmente se han interpretado como reveladoras de competencia actual o pretérita (PIANKA 1974). Entre ellos figuran los casos de “desplazamiento de carácter” (“character displacement”, BROWN y WILSON 1956) y “desplazamiento de nichos” (“niche shifts”, p. ej. DIAMOND 1970, HUEY et al. 1974). El primero de ellos designa situaciones en las que dos especies son más similares morfológica o ecológicamente cuando no coexisten (alopatría) que cuando coexisten (simpatría). La divergencia que se produce en simpatría tiene como resultado disminuir la intensidad de las interacciones competitivas entre ellas, por lo que indirectamente el desplazamiento de carácter nos demuestra la competencia entre esas especies.

El desplazamiento de nichos es un fenómeno esencialmente similar, sólo que suele estar referido habitualmente a características de utilización de la especie. La presencia de un competidor afecta al modo de utilizar el hábitat o cualquier otro recurso por parte de una especie dada, disminuyendo de este modo la intensidad de la competencia (MACARTHUR y WILSON 1967, DIAMOND 1970, HUEY et al. 1974).

Los dos fenómenos anteriores han sido demostrados en el caso de las tres especies de *Parus* estudiadas. Además de la divergencia morfológica y el desplazamiento de nichos, se produce también una compresión de estos en presencia de *cristatus*. El proceso inverso, la expansión de nichos, suele ser interpretado generalmente como una evidencia en favor de una suavización y disminución de la competencia interespecífica (CROWELL 1962, TERBORG y FAABORG 1973), mientras que la compresión refleja una intensificación de la misma (MACARTHUR y WILSON 1967).

La doble evidencia presentada arriba demuestra efectivamente que *caeruleus* y *cristatus* interaccionan competitivamente. La compresión del nicho espacial de *caeruleus* y su diferenciación morfológica en presencia de *cristatus* se dirigen ambas en el sentido de disminuir la similaridad con *cristatus* y, por tanto, la intensidad de competencia. La relación entre *major* y *cristatus* es mucho menos evidente, como cabría esperar de la gran diferencia en tamaño y proporciones que las separan.

Solapación interespecífica y amplitud de nichos

La comunidad de Passeriformes está compuesta a lo largo del ciclo anual de especies con diferente identidad taxonómica y cada una de ellas explota el hábitat de un modo característico. Al variar las especies de una época a otra y alterar su comportamiento las de presencia constante, podemos suponer que el nivel medio de superposición interespecífica en el empleo del hábitat, las relaciones entre especies individuales y las amplitudes relativas del nicho espacial de cada una de éstas deben sufrir importantes cambios estacionales. Si admitimos que el grado de solapación en el uso del espacio está relacionado de algún modo con la configuración competitiva de la comunidad, es de gran interés estudiar cómo varían temporalmente los parámetros anteriores. Por otra parte, la magnitud relativa y absoluta de la superposición entre especies temporales y sedentarias, y cada una de ellas entre sí, son elementos necesarios para comprender los mecanismos mediante los cuales se llevan a cabo las adiciones y supresiones estacionales de especies.

A lo largo de este apartado consideramos por separado las relaciones de solapación y amplitud referidas a la utilización del hábitat en altura, zonas estructurales y zonas mixtas. Como señalamos anteriormente, el método empleado para los cálculos de amplitud y solapación ha sido el del Colwell-Futuyma (Apéndice 4).

1.— Promedios mensuales de amplitud y solapación.

Para cada mes y parcela de estudio obtuvimos tres matrices de solapación diferentes y tres grupos de valores específicos de amplitud de nicho, referidos a utilización del hábitat según las tres clasificaciones indicadas arriba.

Como una medida del grado medio de empaquetamiento de las especies, se calculó para cada semi-matriz (Apéndices 6 y 7) el valor medio de todos sus elementos a excepción de la diagonal principal (iguales a la unidad) (CODY 1974). También calculamos la amplitud media de nicho referida al total de especies implicadas en cada análisis mensual (Apéndice 8). Solapación media (\overline{SOL}) y amplitud media (\overline{AMP}) mensuales constituyen dos parámetros descriptivos de las condiciones globales en el seno de la comunidad en cuanto al uso común de la dimensión del nicho que estamos considerando. El estudio de su evolución anual nos revelará por consiguiente los cambios estacionales sufridos por la estructura de la comunidad a nivel global.

a) Evolución anual.

A lo largo del año, la comunidad atraviesa alternativamente por fases de un compacto empaquetamiento de sus especies y períodos durante los cuales el uso del espacio se lleva a cabo de tal modo que la conectividad interespecífica, medida con \overline{SOL} , es mucho menor (Fig. 41, Tabla 25). En la parcela A se

TABLA 25 - Valores mensuales de solapación (\overline{SOL}) y amplitud (\overline{AMP}) medias en el uso del espacio, calculados para la utilización del habitat según alturas, zonas estructurales y zonas mixtas (global). En el texto se describen los dos parámetros anteriores.

	MES	SOLAPACION			AMPLITUD		
		Altura.	Zonas estr.	Global	Altura	Zonas estr.	Global
PARCELA A	03	0,520	0,451	0,427	0,840	0,794	0,693
	04	0,437	0,289	0,264	0,774	0,699	0,616
	05	0,404	0,261	0,235	0,738	0,651	0,564
	06	0,501	0,344	0,382	0,769	0,686	0,603
	07	0,454	0,303	0,286	0,817	0,690	0,635
	08	0,369	0,216	0,155	0,685	0,591	0,499
	09	0,333	0,199	0,170	0,650	0,542	0,485
	10	0,474	0,384	0,271	0,766	0,735	0,625
	11	0,447	0,377	0,279	0,789	0,757	0,639
	12	0,518	0,357	0,322	0,828	0,751	0,686
	01	0,435	0,312	0,213	0,803	0,697	0,586
	02	0,386	0,302	0,227	0,744	0,648	0,577
	\overline{X}	0,440	0,316	0,269	0,767	0,687	0,601
PARCELA B	04	0,386	0,185	0,151	0,751	0,642	0,583
	05	0,398	0,301	0,125	0,791	0,663	0,603
	06	0,350	0,132	0,153	0,659	0,605	0,571
	07	-	-	-	-	-	-
	08	0,340	0,161	0,129	0,705	0,553	0,494
	09	0,381	0,264	0,188	0,717	0,664	0,548
	10	0,456	0,354	0,234	0,821	0,718	0,602
	11	0,376	0,222	0,218	0,692	0,634	0,555
	12	0,489	0,322	0,347	0,787	0,728	0,642
	01	0,231	0,262	0,160	0,686	0,655	0,529
	02	0,409	0,293	0,285	0,761	0,704	0,642
	03	0,468	0,337	0,348	0,747	0,643	0,610
	\overline{X}	0,389	0,258	0,213	0,738	0,655	0,580

producen dos claros máximos anuales en el valor de la solapación media, que tienen lugar en junio y diciembre. En la parcela B no se aprecia más que este último, faltando aparentemente el correspondiente a junio. Durante abril-mayo y septiembre tienen lugar en A dos marcados mínimos, los cuales no son observables en B por faltarle el primer máximo anual; el resultado es que en esta última parcela, los niveles bajos de solapación se suceden sin interrupción durante la primavera y verano para dar paso en otoño e invierno a una fase caracterizada por elevados valores de solapación media.

Respecto a la amplitud media, su evolución anual es en todo paralela a la de \overline{SOL} y la correlación entre ambas medidas es altamente significativa en todos los casos y las dos parcelas (Tabla 26). Esta relación nos demuestra que cuando en la comunidad predominan las especies que utilizan el hábitat de un modo generalista (nichos amplios) y poco especializado, ello trae consigo una elevación en los niveles de solapación. A la inversa, cuando predominan especies de nichos estrechos (especialistas), la superposición interespecífica global es menor.

Durante la mayor parte del año, solapación y amplitud medias mensuales son ligeramente superiores en la parcela A, apreciándose igualmente esta diferencia en las medias anuales de \overline{SOL} y \overline{AMP} (Tabla 25). Para los valores de solapación en altura la diferencia entre parcelas no llega a ser significativa ($U = 40$, $p > 0,05$, test Mann-Whitney) y sólo la alcanza escasamente en cuanto a la solapación por zonas estructurales y global ($U = 38$ en ambos casos, $p = 0,05$). Parece pues revelarse una cierta tendencia hacia un empaquetamiento más denso de especies en la parcela A.

Los resultados de las correlaciones entre el número mensual de especies y los valores medios de amplitud y solapación (Tabla 26) presentan un gran interés. Mientras en la parcela A todas estas correlaciones tienen carácter negativo, en B sucede justamente lo opuesto. Para comprender estos resultados, tan contradictorios aparentemente, debemos recordar aquí los efectos diferenciales del muestreo en ambas parcelas en lo que concierne a las especies temporales y que ya discutimos en un apartado anterior. En la parcela A, los datos mensuales recogen adecuadamente información de las especies temporales, mientras que en B estas especies adquieren densidades más bajas y en su mayoría no logran entrar en los análisis por insuficiencia de los datos. Esta insoslayable deficiencia del muestreo nos puede servir sin embargo para establecer el efecto de las especies temporales sobre los valores de amplitud y solapación.

En la parcela A, la solapación y amplitud medias disminuyen al aumentar el número de especies coexistentes. Esto puede parecer paradójico a primera vista, ya que cabría esperar que si el rango de recursos empleados permanece constante, un aumento en el número de especies ha de hacerse a expensas de

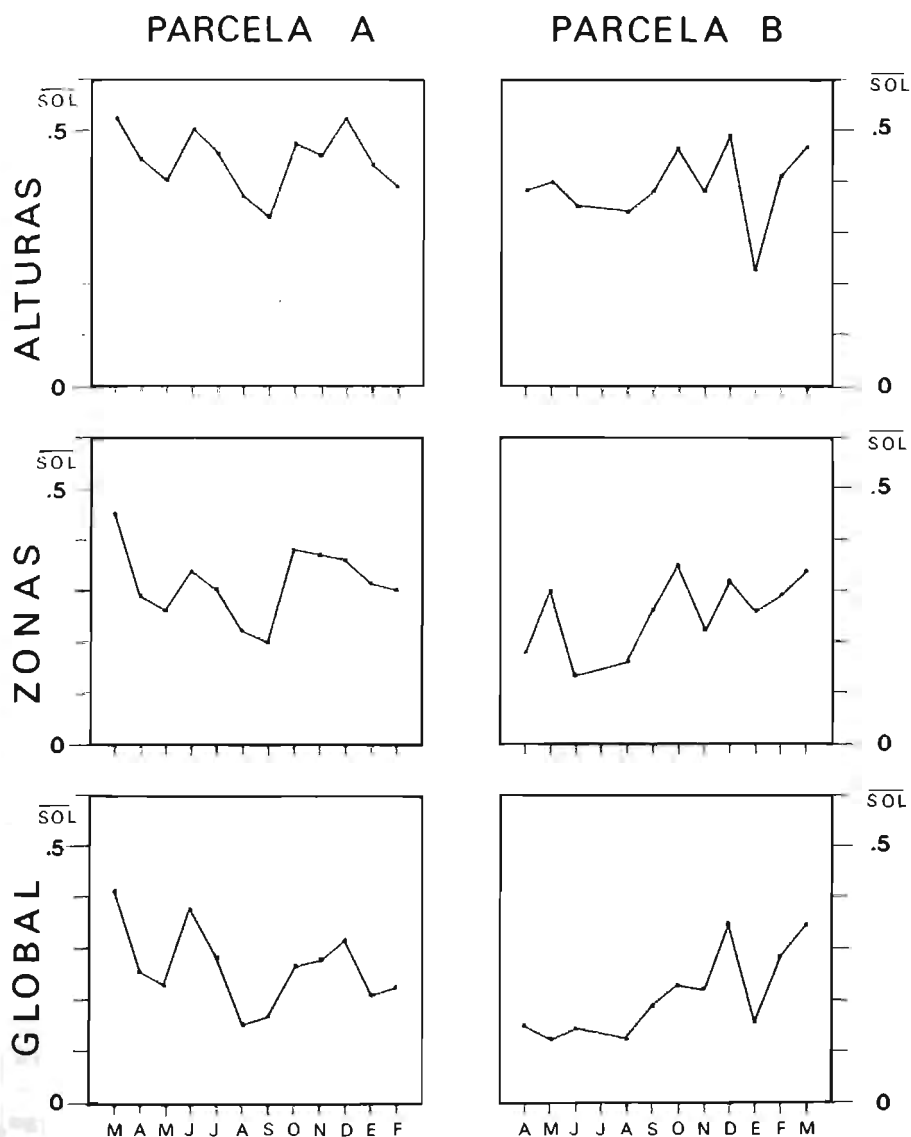


Figura 41.— Evolución anual de la solapación interespecífica media (\overline{SOL} , ver texto para su descripción) en el empleo del habitat, calculada considerando éste dividido en alturas, zonas estructurales y zonas mixtas (‘global’).

aumentar la densidad del empaquetamiento y, por ello, la solapación media. Recordemos sin embargo que la variedad de los recursos utilizados por la comunidad experimenta variaciones, sobre todo durante primavera y verano. Estas épocas del año son, en la parcela A, las que ofrecen comunidades compuestas por mayor número de especies y las nuevas especies que se añaden durante la misma a la comunidad ("temporales estivales", ver después) tienen en promedio nichos más estrechos que las de presencia constante, solapándose además muy poco con éstas (admitase esto por ahora sin demostración, que ofrecemos más adelante; pueden verse no obstante Figs. 47 y 49). Se trata de especies que utilizan el hábitat de modo distinto a como lo hacen las especies constantes, tendiendo a ocupar secciones del hábitat previamente defectivas de explotación. El resultado es que en la parcela A, cuando la comunidad tiene más especies el rango de recursos empleados es mayor y las especies son en promedio más especializadas, lo cual trae consigo las correlaciones negativas entre número de especies y solapación media que recoge la Tabla 26.

En la parcela B, el número muestral de especies apenas experimenta variaciones al cabo del año, aunque tiende a ser algo mayor durante otoño e invierno (Tabla 18). En esta época no se produce ampliación en el rango de recursos empleados por la comunidad y las especies temporales que se añaden a ésta ("temporales invernantes") explotan el hábitat de modo parecido a como lo hacen las especies constantes, solapándose con ellas (ver después, Figs. 47 y 49). Esto trae como consecuencia que el máximo anual de solapación media en la parcela B tiene lugar precisamente en esa época del año (otoño-invierno, Fig. 41), cuando la comunidad tiene un número de especies ligeramente mayor al del resto del año. De ello surgen necesariamente las correlaciones positivas que encontramos en la Tabla 26.

Los resultados anteriores, además de avisarnos contra una interpretación simplista de las relaciones entre número de especies y solapación, nos hacen ver la necesidad de conocer en cierto detalle la evolución de la comunidad para interpretar razonablemente correlaciones aparentemente simples pero contradictorias, tales como las anteriores, las cuales encierran aspectos ignorados del problema que describen.

b) Importancia relativa de la altura y zonas estructurales como elementos de segregación interespecífica.

Si admitimos que las medidas de solapación entre pares de especies reflejan la magnitud de competencia potencial existente entre ellas, podemos suponer razonablemente que las comunidades han de tender a estructurarse de modo que sea mínima la superposición interespecífica total, reduciendo de ese modo las interacciones competitivas entre sus componentes; este valor global ha de ser el resultado de considerar conjuntamente la coincidencia en el uso de diversas dimensiones críticas del nicho (LEVINS 1968), habitualmente ali-

TABLA 26.— Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre número de especies, solapación (SOL) y amplitud (AMP) medias mensuales, calculados separadamente para la utilización del hábitat según alturas, zonas estructurales y zonas mixtas (global). Niveles de significación: x, $p < 0,05$; xx, $p < 0,01$; xxx, $p < 0,001$.

VARIABLES	Altura	Zonas es- tructur. l.	Global .
<u>PARCELA A</u> (n = 12)			
Solapación x amplitud	0,827 ^{xxx}	0,874 ^{xxx}	0,832 ^{xx}
Solapación x número de spp.	-0,510 ^x	-0,772 ^{xx}	-0,466
Amplitud x número de spp.	-0,592 ^x	-0,633 ^x	-0,426
<u>PARCELA B</u> (n = 11)			
Solapación x amplitud	0,746 ^{xx}	0,800 ^{xx}	0,571 ^x
Solapación x número de spp.	0,683 ^x	0,650 ^x	0,579 ^x
Amplitud x número de spp.	0,377	0,334	0,297

mento, tiempo y/o espacio (PIANKA 1973, SCHOENER 1974 b). Si la superposición interespecífica global la obtenemos mediante alguna combinación de las solapaciones a lo largo de dimensiones individuales concretas (ver p. ej. LEVINS 1968, PIANKA 1973, YEATON y CODY 1974, CODY 1974, MAY 1975 b), la minimización de la solapación global puede alcanzarse bien anulando totalmente la coincidencia sobre una dimensión determinada, bien disminuyéndola simultáneamente en todas las dimensiones.

Al analizar comunidades en un plano global hemos quizás de prestar más atención a esta última alternativa. Por ello, si admitimos que nuestras comunidades tienden a organizarse de modo que sea mínima la superposición global en el uso del espacio (cf. SCHOENER 1974 b), podemos ver cuál de las dos dimensiones espaciales que hemos considerado (altura sobre el suelo o zonas físicas del hábitat) contribuye más en realidad a la segregación interespecífica. De este modo podremos ver cuál es la base principal sobre la que descansa el reparto del espacio entre las especies de Passeriformes que habitan el encinar, aspecto importante si tenemos en cuenta que la dimensión espacial constituye el modo más frecuente de segregación interespecífica en las comunidades de aves (SCHOENER 1974 b).

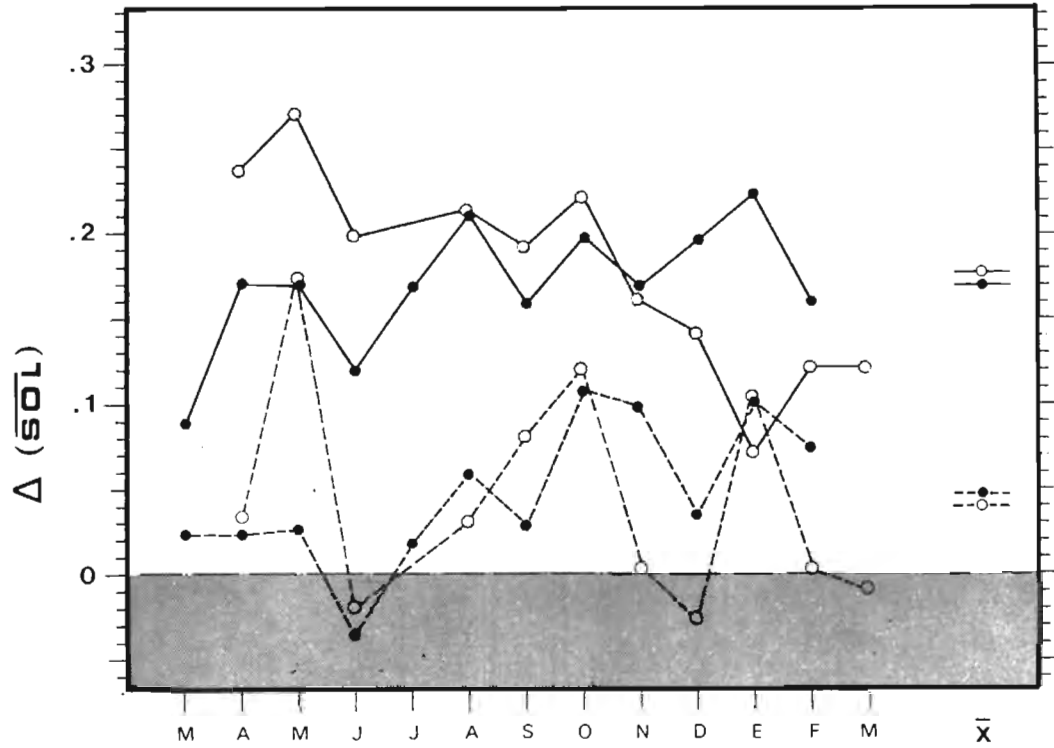


Figura 42.— Cambios mensuales en la contribución relativa de la altura (línea de trazos) y las zonas estructurales (línea continua) a la segregación interespecífica global. Los círculos negros se refieren a la parcela A, los abiertos a la B. \bar{X} , media anual. Ver texto para una descripción del parámetro $\Delta(\overline{SOL})$. El área rayada representa la zona de valores negativos en la que se incluyen ciertos meses de un modo algo artificial (ver texto).

Las zonas "mixtas" o "globales" que hemos considerado hasta aquí están formadas por una simple combinación de ocho estratos en altura frente a otras zonas puramente físicas del hábitat; si comparamos las magnitudes relativas de la solapación media calculada desde los tres puntos de vista anteriores podremos ver la contribución relativa que hace cada dimensión a la segregación global en el uso del espacio. En la Tabla 25 puede apreciarse que en casi todos los meses la solapación media es máxima cuando la dimensión que se considera es la altura, intermedia si se calcula para zonas estructurales, y mínima cuando se trata de zonas mixtas (alturas x zonas estructurales). El descenso en \overline{SOL} que se produce al pasar de considerar zonas en altura a zonas mixtas es precisamente la contribución de las zonas estructurales a la segregación global, que denominaremos $\Delta_z(\overline{SOL})$, y la diferencia entre \overline{SOL} (global) y \overline{SOL} (zonas estruct.) es justamente la contribución individual de la altura por sí sola, $\Delta_H(\overline{SOL})$.

Calculando $\Delta_z(\overline{SOL})$ y $\Delta_H(\overline{SOL})$ a partir de los valores contenidos en la Tabla 25, resulta inmediato el comprobar que en conjunto la comunidad de Passeriformes del encinar utiliza el espacio mediante la selección preferente de zonas estructurales del mismo y sólo secundariamente subdivide el espacio en base a la altura (Fig. 42). Aunque existen cambios estacionales consistentes, la contribución mensual de las zonas estructurales del hábitat a la segregación interespecífica global es del orden de tres veces superior a la contribución individual de la altura. Ambas parcelas siguen una evolución prácticamente similar y sus respectivos valores medios anuales son casi idénticos (Fig. 42).

La importancia de la altura como factor de segregación es máxima en ambas parcelas durante el período otoñal (aprox. 09, 10 y 11), época en la que existe un desnivel menos marcado respecto a la significación relativa de las zonas estructurales. Estos cambios estacionales en la relación entre las dos magnitudes anteriores reflejan alteraciones paralelas en el modo de estructurarse la comunidad, probablemente como un simple reflejo de la identidad de las especies que en cada momento la componen.

Durante ciertos meses, la contribución de la altura adquiere signo negativo, lo cual indica que el considerar esta dimensión no sólo no disminuye la solapación media sino que la incrementa. Este efecto no debe ser tenido en cuenta por ser un claro artefacto derivado de la presencia de numerosas especies que emplean mayoritaria o exclusivamente el suelo, una zona estructural verdaderamente singular y que no se disgrega en estratos al ser considerada en el sistema global alturas x zonas, ya que por su misma definición se halla restringida a una única altura.

Los resultados anteriores indican que en nuestras comunidades predominan las especies que atienden a las zonas del hábitat de un modo más o menos especializado, no jugando la dimensión "altura" un papel importante en la se-

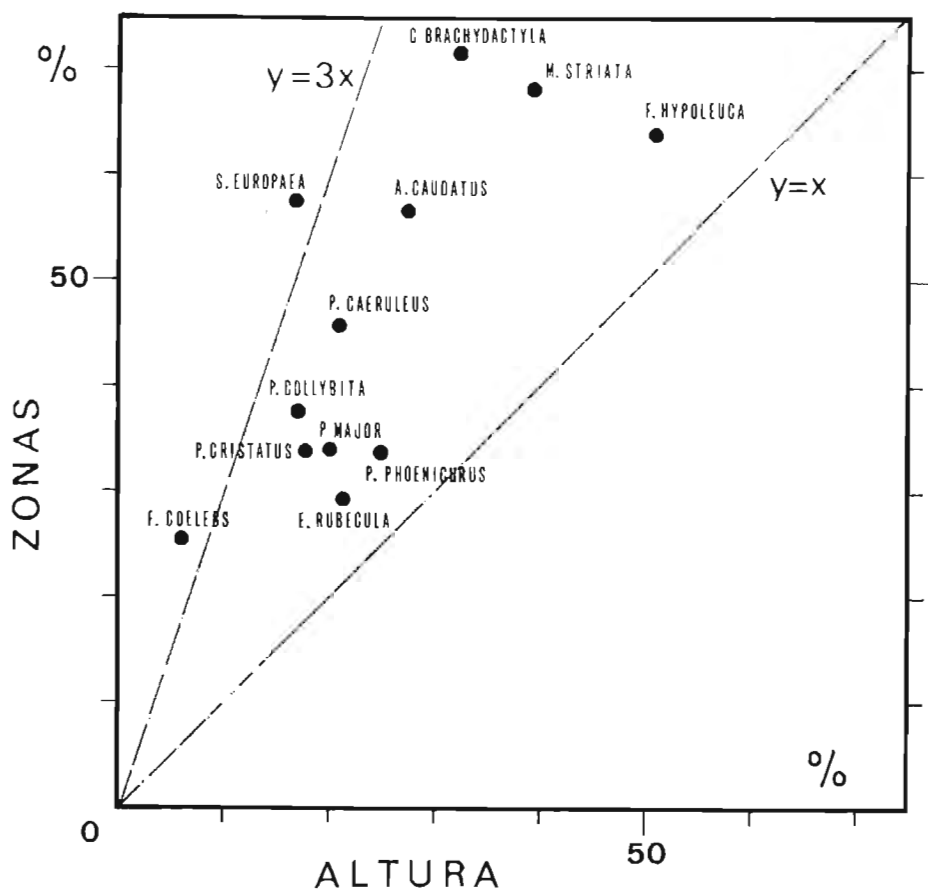


Figura 43.— Significación media anual de la altura y las zonas estructurales en la segregación interespecífica global de algunas especies en la parcela A. La contribución de cada dimensión se expresa como porcentaje frente a la respectiva media anual para cada especie. Ver texto para una explicación del método seguido. Puede apreciarse que en todos los casos las zonas estructurales contribuyen más que la altura a la segregación individual de cada especie, significando la primera de ellas alrededor de dos-tres veces la importancia de la segunda.

gregación interespecífica global. La separación espacial de las distintas especies puede pues explicarse en su mayor parte mediante la simple consideración del uso del hábitat según sus zonas físicas. Esto era previsible atendiendo a la escasa altura del encinar y a su pobre complejidad en el plano vertical, todo lo cual hace poco factible una subdivisión del hábitat a lo largo de esta dimensión. En este aspecto, el encinar puede tenerse como un hábitat relativamente mono-estratificado, o a lo sumo bi-estratificado (suelo-copas), desde el punto de vista de la comunidad de aves.

Los resultados anteriores proceden de una visión global obtenida a partir de los valores medios mensuales de solapación, pero presumiblemente estas tendencias deben apreciarse también a nivel de especies individuales. Para verificar esto y a título de ejemplo, fué calculada la contribución relativa de la altura y las zonas estructurales en la segregación de varias especies de las parcela A (Fig. 43). Para cada una de ellas se obtuvo en cada mes la solapación media con todas las demás y a partir de estos promedios mensuales calculamos una cifra media anual representativa de su implicación competitiva potencial en el seno de la comunidad durante el período de tiempo que formó parte de la misma. A continuación determinamos la contribución de la altura y zonas estructurales a la segregación global de las distintas especies, expresándolas como porcentajes de los correspondientes valores medios anuales.

Aunque existen importantes variaciones individuales, en todas las especies consideradas adquiere mayor relevancia la componente estructural del hábitat, situándose todos los puntos por encima de la diagonal representada (Fig. 43). La importancia relativa de altura y zonas varía de unas especies a otras; algunas como *S. europaea*, *C. brachydactyla* y *A. caudatus* se destacan del resto y revelan de nuevo su carácter de acusados "especialistas de zona" y su escasa selección en altura. Otras como *F. hypoleuca* o *E. rubecula* se encuentran próximas a la diagonal, revelando una importancia equilibrada de las dos dimensiones en cuanto a su capacidad de segregación interespecífica. En general, la mayoría de las especies se sitúan en la región del plano comprendida entre la recta $y = 3x$ y la diagonal ($y = x$), indicando que a lo sumo las zonas son tres veces más importantes que la altura como elementos de segregación interespecífica.

c) ¿Regulación del empaquetamiento específico en el uso del espacio?.

En este apartado pretendemos explorar un aspecto que puede tener gran transcendencia en la comprensión de la sucesión estacional de las comunidades. Por tratarse de una toma de contacto bastante simple con un problema que hasta ahora ha permanecido absolutamente ignorado, somos conscientes que nuestro enfoque se presta a críticas severas y por ello lo reconocemos explícitamente antes de entrar en el tema. A pesar de este riesgo no queremos

sin embargo dejar de analizar un aspecto tan interesante de la ecología comunitaria.

El grado de estrechez en el empaquetamiento de las especies, medido por la solapación media mensual, experimenta cambios sustanciales a lo largo del ciclo anual. Estos son el resultado de alteraciones constantes en la identidad de las especies coexistentes y, en menor grado, en el comportamiento de éstas, derivadas sobre todo de la sucesión temporal de un importante cúmulo de especies temporales. La cronología de las migraciones y otros procesos estacionales que añaden o suprimen especies en nuestras parcelas, son fenómenos que se desarrollan a una escala espacial y temporal que desborda ampliamente las circunstancias puramente locales de una parcela de estudio concreta como la nuestra; podemos suponer por ello que la identidad de las especies componentes de la comunidad, y por ello la solapación interespecífica media, dependen al menos en parte de un sistema temporal y espacial a gran escala que en principio no tiene por qué estar vinculado a los hechos que se produzcan en nuestro encinar. De acuerdo con esto, desde el punto de vista del observador local puede interpretarse la evolución estacional en el grado de empaquetamiento como una fluctuación dotada de una componente aleatoria de magnitud indeterminada. En otras palabras, si el proceso estacional que se desarrolla en la estructura comunitaria obedece sobre todo a factores externos y ajenos al sistema local, la situación estructural de éste en un momento determinado ha de ser en gran medida independiente de los estados previos de la comunidad. Por el contrario, si la sucesión estacional forma un todo coherente y organizado, los estados sucesivos estarán vinculados entre sí por algún tipo de relación demostrable analíticamente.

Podemos investigar este esquema organizativo hipotético desde diversos puntos de vista, según el parámetro descriptivo elegido; en nuestro caso lo haremos analizando una posible estructura secuencial en los valores medios mensuales de solapación en el empleo del espacio y exploraremos la existencia de relaciones entre fases sucesivas del ciclo anual.

Si el ciclo anual de la comunidad ha sido organizado evolutivamente como una unidad, cuando el nivel de solapación interespecífica llegue a elevarse demasiado por encima de algún valor supuestamente óptimo, en fases sucesivas del ciclo la comunidad tenderá a estructurarse de modo que disminuya la solapación. Por el contrario, cuando la superposición baje de ese valor crítico el sistema tenderá a organizarse de modo que en períodos subsiguientes la solapación se incremente. No entraremos por ahora en discutir los posibles medios por los que esta hipotética regulación se llevaría a cabo. En el supuesto anterior, el empaquetamiento específico oscilará a lo largo del año alrededor de un valor medio que sería próximo al supuesto óptimo, el cual habría de depender entre otras cosas de las características estructurales y de productividad propias del hábitat. Estableciendo un paralelismo, estaríamos ante una si-

tuación similar a la que se produce en la regulación de las poblaciones mediante factores dependientes de la densidad: la magnitud del incremento (positivo o negativo) experimentado por el tamaño de la población es función precisamente del tamaño de ésta en el estado previo (ver p. ej. MACARTHUR y CONNELL 1966, pp. 135-139, Figs. 5-9 a 5-16). En nuestro caso se trataría de relacionar las diferencias $\Delta \overline{SOL}_{t+1,t} = \overline{SOL}_{t+1} - \overline{SOL}_t$, con el valor de \overline{SOL}_t . Si es posible de demostrar algún tipo de dependencia entre $\Delta \overline{SOL}_{t+1,t}$ y \overline{SOL}_t , habremos encontrado una evidencia favorable a la hipótesis de organización secuencial regulada de la estructura comunitaria expuesta arriba.

Para abordar numéricamente este tipo de relaciones hemos adoptado la metodología empleada habitualmente en los estudios de dinámica de poblaciones, tema en el que el interés por demostrar dependencia de densidad (o influencia de los estados previos sobre los subsiguientes) ha dado lugar a un abundante repertorio de métodos analíticos (p. ej. MAELZER 1970, ST. AMANT 1970, BULMER 1975, y referencias allí citadas). Los valores que hemos analizado han sido los de solapación media mensual según alturas, zonas y global. Nuestra serie de medidas es bastante corta (sólo doce meses), lo cual constituye una dificultad en este tipo de estudios a la hora de alcanzar los niveles de significación estadística. Sólo hemos considerado los datos de la parcela A ya que en B la serie temporal se ve interrumpida por la ausencia de datos en julio, imposibilitando así su análisis. En todos los casos hemos transformado logarítmicamente los datos mediante la expresión

$$\overline{SOL}' = \log_e (1 + \overline{SOL})$$

y en todo el proceso operativo se han empleado exclusivamente los datos transformados. Este proceder tiene por objeto simplemente neutralizar el efecto de posibles fluctuaciones de índole exponencial y ha sido efectuado también por la mayoría de los autores al tratar secuencias temporales en el tamaño de poblaciones (p. ej. BULMER 1975).

Hemos elegido dos métodos diferentes, uno esencialmente gráfico, basado en MACARTHUR y CONNELL (1966), y otro analítico. El primero consiste en representar los sucesivos incrementos logarítmicos en solapación media mensual ($\Delta \overline{SOL}'_{t+1,t}$) frente a los respectivos valores previos de \overline{SOL}' . Si existe una regulación efectiva del parámetro elegido, existirá también una correlación negativa entre $\Delta \overline{SOL}'_{t+1,t}$ y \overline{SOL}'_t , correspondiendo incrementos positivos a situaciones con baja solapación y viceversa. Este método, aunque simple y matemáticamente algo pobre (EBERHARDT 1970) puede servir como una ilustración del fenómeno estudiado. El segundo procedimiento, de índole analítica, es el test propuesto por BULMER (1975) para estudiar de-

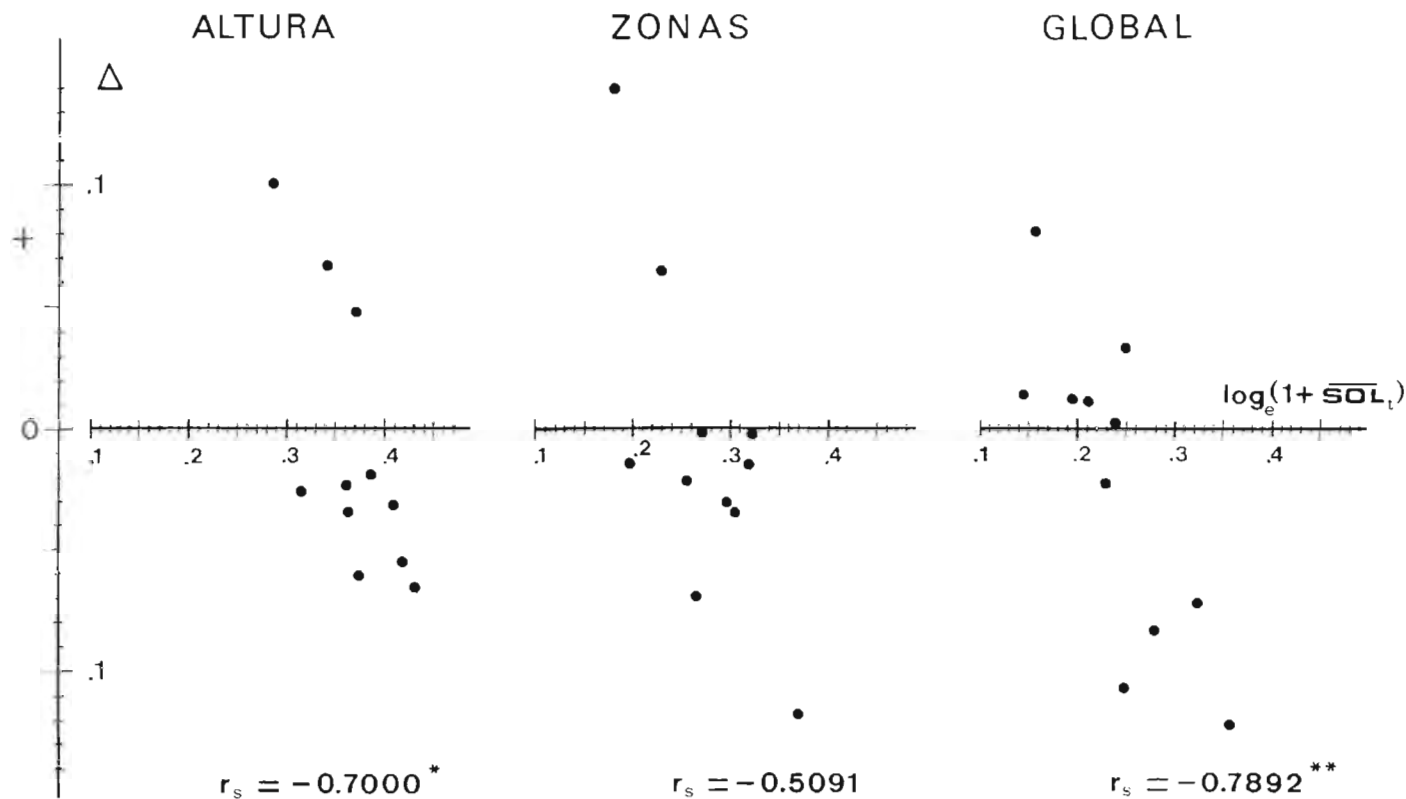


Figura 44.— Parcela A, correlación entre el incremento logarítmico en solapación media mensual (Δ) y el valor de dicha magnitud durante el mes precedente. Ver texto. r_s , coeficientes de correlación de Spearman. *, $p < 0,05$. **, $p < 0,01$.

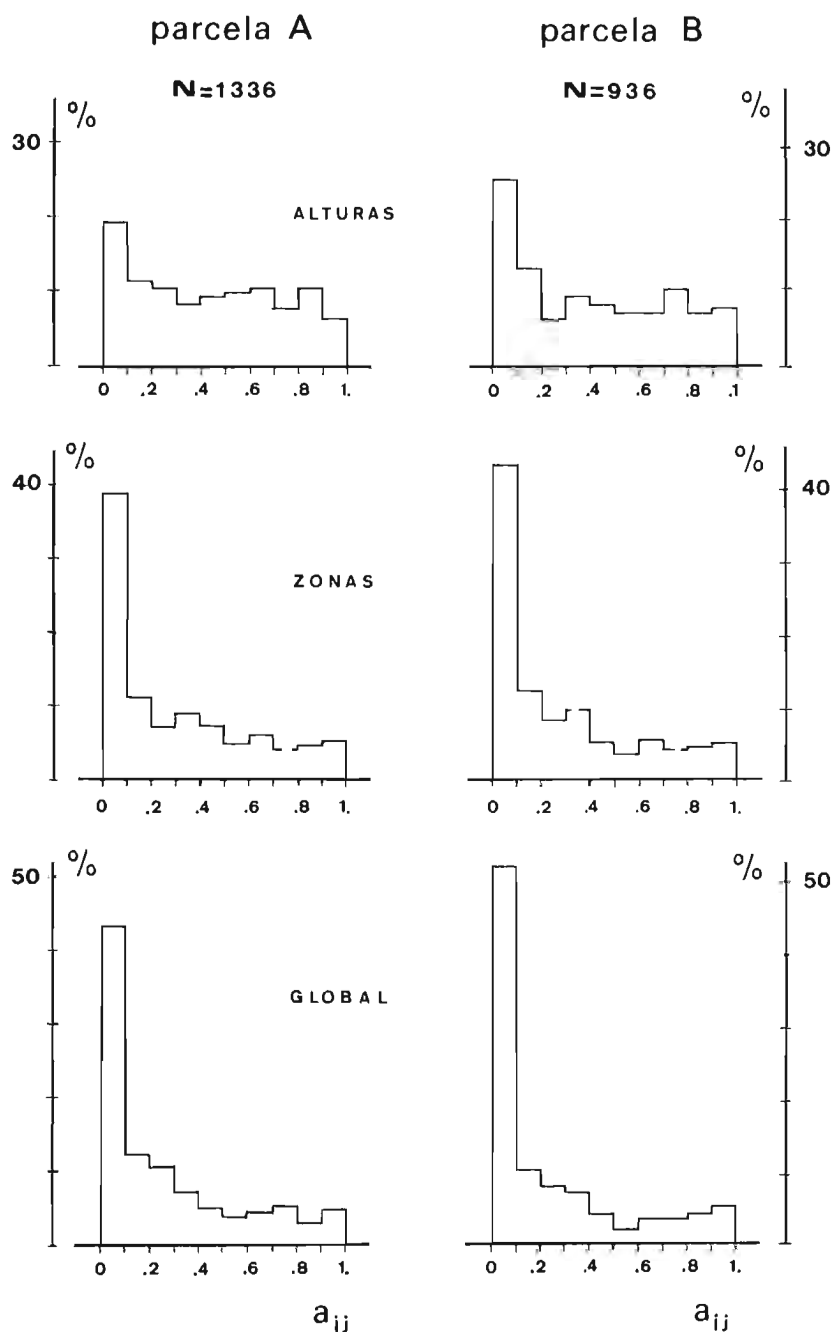


Figura 45.— Distribuciones de frecuencias de los valores elementales de superposición, a_{ij} , obtenidos considerando el habitat subdividido en alturas, zonas estructurales y zonas mixtas (global). Cada histograma agrupa todos los valores del período de estudio.

pendencia de densidad en poblaciones animales. Dicho test se basa en el estudio del recíproco del cociente de von Neumann (U/V) y los parámetros en que se basa son:

$$\begin{aligned}
 U &= \sum_{t=1}^{N-1} (X_{t+1} - X_t)^2 \\
 V &= \sum_{t=1}^N (X_t - \bar{X})^2 \\
 W &= \sum_{t=1}^{N-2} (X_{t+2} - X_{t+1})(X_t - \bar{X}) \\
 R &= V/U \\
 R^* &= W/V
 \end{aligned}$$

donde $X_1, X_2, \dots, X_t, \dots, X_N$ son los sucesivos valores adquiridos por la variable discreta estudiada (\bar{SOL} en nuestro caso). Los valores de R y R^* obtenidos en la práctica pueden compararse con los niveles críticos de significación para distintos tamaños muestrales obtenidos mediante las expresiones de BULMER (op. cit.).

MAELZER (1970) y ST. AMANT (1970) llaman la atención sobre los defectos de la regresión de $\log N_{t+1}$ sobre $\log N_t$ como test de densidad-dependencia, por lo que hemos desechado este método tan clásico.

El análisis gráfico de las series anuales de \bar{SOL} se presenta en la Figura 44. La correlación entre $\Delta \bar{SOL}$ y \bar{SOL} es negativa en los tres casos y estadísticamente significativa en dos de ellos (alturas y global). El caso no significativo ($r_s = -0,509$) se halla sin embargo muy próximo al nivel crítico para $p < 0,05$ (0,533). Estos resultados muestran que la intensidad de cambio en el grado de empaquetamiento ($\Delta \bar{SOL}$) depende del valor mostrado por esta magnitud durante el período precedente. Cuando la comunidad se halla muy saturada en cuanto al uso del espacio y exhibe altas superposiciones, tiende a producirse un descenso en la solapación media y una general relajación de la coincidencia interespecífica. Por el contrario, situaciones de baja solapación son seguidas por elevaciones en el nivel de empaquetamiento, tanto mayores cuanto menor fuese previamente el valor de la superposición. Es decir, tras una situación de alta (baja) solapación no sólo tiende a producirse un descenso (ascenso) en la misma, sino que la magnitud de tal variación es tanto mayor cuanto más extrema fuese la solapación previa.

En cuanto al test de Bulmer, los resultados se recogen en la Tabla 27. En esta ocasión sólo obtenemos la significación estadística en uno de los seis casos posibles (R para alturas), aunque es de destacar que en todos los restantes los valores obtenidos de R y R^* están lo suficientemente próximos a sus nive-

les críticos como para sugerir que en conjunto las secuencias observadas parecen apartarse efectivamente de una sucesión aleatoria. Existiría en ese caso una regulación de \overline{SOL} . Lo corto de la serie temporal que hemos estudiado debe haber sido en parte responsable de que no se alcance la significación estadística.

TABLA 27.- Valores de los parámetros empleados en el test de BULMER (1975), obtenidos para las tres series anuales de \overline{SOL} en la parcela A. Los valores críticos de R y R^* para $N=12$ fueron calculados empleando las expresiones (5) y (9) de dicho autor. *, $p < 0,05$.

	U	V	W	R	R^*
ALTURAS	0,03066	0,01879	-0,00808	0,61295*	-0,43001
ZONAS ..	0,04675	0,03303	-0,01695	0,70650	-0,51306
GLOBAL.	0,06032	0,04231	-0,01871	0,70152	-0,44217
<hr/>					
<u>Valores críticos:</u>	$p < 0,05 : 0,6160 \quad -0,5311$				
	$p < 0,01 : 0,4980 \quad -0,6235$				

A pesar de lo poco concluyente de los resultados obtenidos con el test de Bulmer, la tendencia que estos revelan, junto con la significación de las correlaciones en el método gráfico, parecen indicarnos que existe en efecto una cierta regulación de la superposición interespecífica media a lo largo del gradiente estacional; debido tal vez a lo exiguo de nuestra muestra o una efectiva debilidad de las tendencias estudiadas, los resultados no aparecen de una forma clara, aunque sí sugieren razonablemente la realidad de una regulación. La demostración de este fenómeno requiere sin duda mayor volumen de datos, series temporales más largas y estudios que abarquen comunidades localizadas en distintos puntos geográficos. Los resultados que hemos presentado sólo pueden servirnos para suscitar el problema y sugerir la posibilidad de la regulación. Es bien conocida y muchas veces demostrada la existencia de mecanismos reguladores de la coincidencia interespecífica a escala de tiempo ecológico o evolutivo; la realidad de otros procesos de más corto alcance constituiría un interesante hallazgo que serviría para explicar ciertos aspectos de la constitución evolutiva de comunidades estacionalmente cambiantes. El más importante de ellos sería quizás demostrar que el flujo estacional de las comunidades de aves no es una sucesión de estados independientes sin influencia mu-

tua, sino que es un proceso continuo en el cual cada estado ha venido condicionado por las situaciones precedentes e influye a su vez sobre la venideras. Esta concepción nos parece de capital importancia y creemos que los resultados anteriores, a pesar de su evidente provisionalidad, tienden a apoyar esta hipótesis.

2. - *Distribución de los valores individuales de amplitud y solapación.*

Los promedios obtenidos a partir de las distintas matrices mensuales de solapación proporcionan una idea global de la configuración competitiva potencial ofrecida por la comunidad, pero tales cifras no nos transmiten ninguna información acerca de aspectos más detallados de las relaciones interespecíficas. Para esto vamos a estudiar en el presente apartado el tipo de distribución seguido por los valores individuales de superposición (elementos de las matrices, a_{ij}) y la distribución de las medias de solapación y amplitud de las distintas especies. El análisis de las formas de tales distribuciones y de las diferencias que puedan existir entre diversas categorías de especies en sus valores de amplitud y solapación, puede servirnos para conocer las relaciones interespecíficas a nivel más detallado que la simple consideración de los promedios mensuales de a_{ij} vistos hasta ahora.

a) Distribución anual de los elementos de las matrices mensuales de solapación.

Cada elemento a_{ij} de la matriz de superposición expresa las relaciones competitivas potenciales entre el par de especies i, j implicadas en el mismo, por lo que su distribución de frecuencias nos informará de las situaciones predominantes en el seno de la comunidad en cuanto a estas relaciones biespecíficas. En la Figura 45 se recogen las distribuciones anuales de frecuencias de a_{ij} en las dos parcelas de estudio. Se han agrupado dentro de cada una todas las distribuciones mensuales, totalizando 1.336 y 936 valores elementales de superposición (a_{ij}) en A y B respectivamente.

Los resultados de las dos parcelas de estudio ofrecen un aspecto muy similar, aunque las distribuciones tienden a ser en general ligeramente más asimétricas en B. Para alturas, la distribución de a_{ij} aparece bastante uniforme, mostrando frecuencias muy parecidas todos los valores de solapación. Aunque se aprecia una tendencia hacia el ligero predominio de los valores bajos (0-0,2), ésta no se manifiesta plenamente más que en las distribuciones correspondientes a solapación en zonas y global. En estos dos últimos casos las distribuciones son acusadamente asimétricas, con un predominio absoluto de los valores de a_{ij} comprendidos entre 0 y 0,1. La asimetría y correspondiente dominancia de estos valores mínimos es ligeramente superior para a_{ij} calculado globalmente, en cuyo caso aproximadamente la mitad de todas las superposi-

ciones biespecíficas están comprendidas entre 0 y 0,1. Esto nos revela que la situación más frecuente en las relaciones entre pares de especies de la comunidad es la de escasa o nula relación de coincidencia en el uso del hábitat, considerando éste dividido en zonas estructurales o mixtas. Si lo subdividimos en alturas solamente, las especies coinciden mucho más en su utilización.

Las frecuencias de los distintos valores de a_{ij} no decrecen continuamente de izquierda a derecha en las distribuciones como quizás era de esperar, sino que parece apreciarse una estabilización alrededor de los valores intermedios para después aumentar las frecuencias casi imperceptiblemente hacia el extremo derecho de su campo de variación. Esta clara tendencia hacia la bimodalidad es perceptible sobre todo en las distribuciones correspondientes a superposición global y sugiere que las matrices de solapación no son internamente homogéneas, sino que se hallan subdivididas en pequeños bloques o submatrices con elevada solapación interna (extremos derechos de las distribuciones, Fig. 45) y que guardan escasa o nula coincidencia entre ellas (extremos izquierdos). En un apartado posterior desarrollaremos este punto más extensamente, pero si admitimos por ahora sin demostración que la asimetría y bimodalidad de las distribuciones es un indicio de organización comunitaria, podemos apreciar en la Fig. 45 que esta organización es máxima cuando consideramos el hábitat subdividido en zonas mixtas y calculamos los a_{ij} de un modo global, y mínima cuando consideramos exclusivamente la altura. Estos resultados coinciden con los que vimos en un apartado anterior acerca de la importancia relativa de la altura y zonas estructurales como elementos organizadores dentro de la comunidad.

Hemos intentado hallar en la bibliografía otros datos acerca de distribuciones tan asimétricas como las que hemos obtenido. En comunidades de reptiles (PIANKA 1969, BARBAULT 1973), roedores (BROWN y LIEBERMAN 1973), aves (CODY 1974) y *Drosophila* (LEVINS 1968) distribuidas por distintos puntos del globo no hemos encontrado ninguna distribución de a_{ij} tan asimétrica como las reflejadas en la Fig. 45, ni siquiera lejanamente. Sin embargo, las dos únicas distribuciones parecidas a las nuestras las hemos encontrado en comarcas también mediterráneas.

Una asimetría muy acusada, motivada por un exceso de valores mínimos, ha sido demostrada para la solapación alimenticia en la comunidad de rapaces nocturnas mediterráneas (HERRERA e HIRALDO 1976, Fig. 2). En aquel caso se pudo demostrar la existencia de un gradiente latitudinal en el continente europeo que conducía desde curvas prácticamente normales en las comunidades escandinavas, a distribuciones ligeramente asimétricas en Centroeuropa, y finalmente a una curva exageradamente asimétrica en nuestra comunidad. Esto fué interpretado como el resultado de una brusca diversificación en los recursos alimenticios empleados por esta última frente a la gran homo-

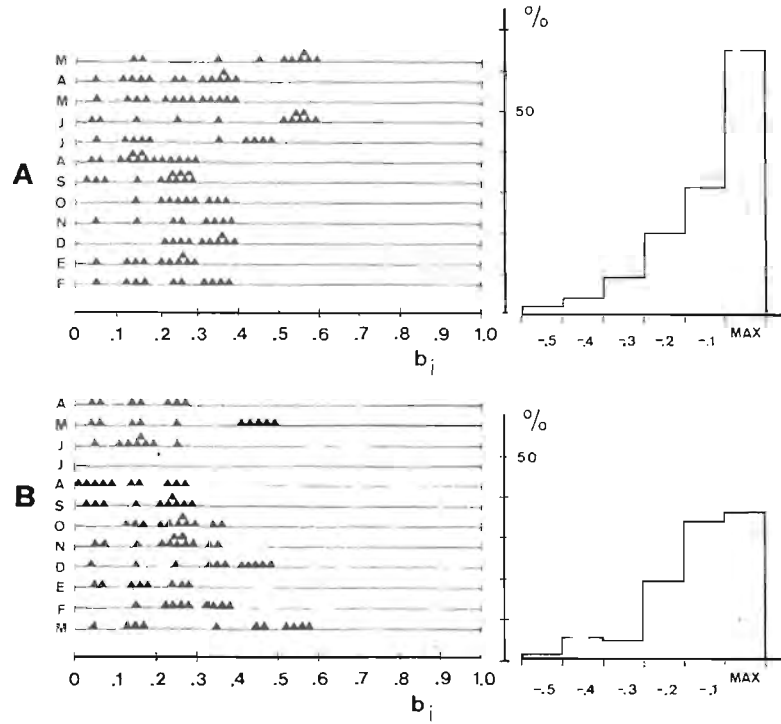


Figura 46.— Izquierda, distribución mensual de los valores específicos medios de superposición en el uso del espacio (b_i , ver texto), parcelas A y B. Cada triángulo representa una especie. Derecha, distribución anual de frecuencias “relativizadas” en su extremo superior, de los valores de b_i . Ver texto para explicación de estas distribuciones de frecuencias.

geneidad predominante en el resto de Europa, lo cual tiene como consecuencia la segregación casi completa entre todas las especies de buhos.

La otra distribución asimétrica con predominio de los valores bajos la hemos extraído de las cifras mensuales de solapación entre siete especies de roedores en el uso del espacio horizontal en una comunidad de matorral en California (MESERVE 1976, Fig. 4). Aunque el grado de asimetría de la curva obtenida no es tan intenso como en el caso anterior, es claramente apreciable el predominio de los valores comprendidos entre 0 y 0,3 frente al resto.

Es interesante comprobar este paralelismo en la distribución de a_{ij} en tres comunidades estructuralmente muy distintas (buhos, ratones, passeriformes) cuyo único punto común es su situación geográfica, ya que sugiere que el carácter asimétrico de aquélla sea un rasgo propio de este tipo de ecosistemas de baja productividad anual y elevadas fluctuaciones ambientales. En cualquier caso, el perfil de la distribución es simplemente el efecto observable de una causa que ha de buscarse en la estructura de la comunidad; esta causa es precisamente que las especies se empaquetan en bloques dentro de la matriz de interacción, pero estos bloques o "guilds" (ROOT 1967) son pequeños y tienden a estar formados por pocas especies. Cuando los bloques son grandes, la asimetría de la distribución desaparece. Esta atomización de la comunidad en pequeñas subcomunidades elementales es una realidad que más adelante demostraremos cumplidamente.

b) Distribución relativa de las superposiciones específicas medias, b_i .

La potencial implicación competitiva de una especie en el uso del espacio podemos estimarla calculando el valor medio de los elementos de la matriz de solapación situados en su fila o su columna. Si se trata de la especie i , este promedio será simplemente

$$b_i = \frac{1}{s-1} \sum_{j=1}^s a_{ij}, \text{ para todo } j \neq i,$$

siendo s el orden de la matriz, igual al número de especies. La forma de la distribución de estos valores nos proporcionan información acerca de la importancia relativa en la comunidad de especies sometidas a distintos grados de coincidencia en el uso del espacio.

En la Figura 46 representamos la distribución de b_i a lo largo de todo el período de estudio en A y B. Sólo se han representados los valores correspondientes a superposición global, pero los resultados son idénticos al considerar alturas o zonas estructurales. Aparte de los desplazamientos que se producen en las distribuciones de mes a mes y que coinciden con las variaciones estacionales en empaquetamiento medio vistas arriba, puede apreciarse un curioso fenómeno en todas las distribuciones mensuales. Dentro de cada mes, las espe-

cies tienden a agruparse cerca del límite superior del campo de variación mensual, estando mucho más espaciadas en la zona de valores bajos. Esto es, con independencia del tamaño del campo de variación y del valor absoluto de la b_i máxima, las distribuciones mensuales tienden a ser muy asimétricas, situándose los valores modales muy cerca del límite superior del campo de variación.

Con objeto de hacer bien visible este efecto, eliminamos las diferencias intermensuales en cuanto al límite superior del campo de variación. Para ello realizamos una distribución de frecuencias global en la que los intervalos de clase estaban definidos de una manera relativa (Fig. 46). Al intervalo máximo (MAX) se asignaban aquellas especies cuyas b_i estuvieran incluidas dentro de la clase extrema superior de cada distribución mensual, cualquiera que fuese el valor absoluto de b_i alcanzando en dicha clase. Al intervalo siguiente (MAX - 0,1) fueron a parar las especies con b_i incluidas en la clase de amplitud 0,1 inmediatamente inferior a la máxima, y así sucesivamente. El intervalo de clase más extremo de estas distribuciones resultó ser MAX - 0,5, es decir, que dentro de un mes dado, la máxima diferencia entre las b_i máxima y mínima (o campo de variación) fué de 0,5.

Las distribuciones de frecuencias "relativizadas" (Fig. 46) revelan con gran claridad el efecto de asimetría positiva que habíamos señalado arriba para las distribuciones mensuales. Esto tiene lugar en las dos parcelas, aunque adquiere mayor intensidad en A. Dentro del grupo de especies que componen la comunidad cada mes, son desproporcionadamente más frecuentes aquellas con elevadas implicaciones comunitarias en el empleo del espacio, acumulándose en las proximidades del valor mensual máximo de b_i . Por el contrario, son escasas aquellas especies con implicaciones pequeñas o medias en el uso del espacio (bajas b_i).

Es difícil a primera vista conciliar este resultado con la fuerte asimetría negativa de las solapaciones elementales a_{ij} que hemos visto en el apartado anterior. En líneas generales, parece ser que la comunidad tiende a estructurarse de tal modo que se minimizan las coincidencias biaspecíficas (a_{ij}) en el uso del espacio, pero que las especies tienden a explotar el hábitat de un modo predominantemente poco especializado (predominio de elevadas b_i). Está lejos de ser intuitiva la comprensión de este hecho, el cual sólo es explicable si admitimos que las especies se agrupan en varios bloques de distintos tamaños; las especies que integran el "guild" o "gremio" más numeroso y explotan por ello el hábitat de la manera menos "original" serán los responsables de la concentración observada cerca del límite superior del campo de variación de b_i . Esta se produciría por el simple hecho de integrar el gremio más numeroso y por las circunstancias que ya señalamos de que la interacción entre bloques es baja en comparación con la que se produce en el interior de los mismos.

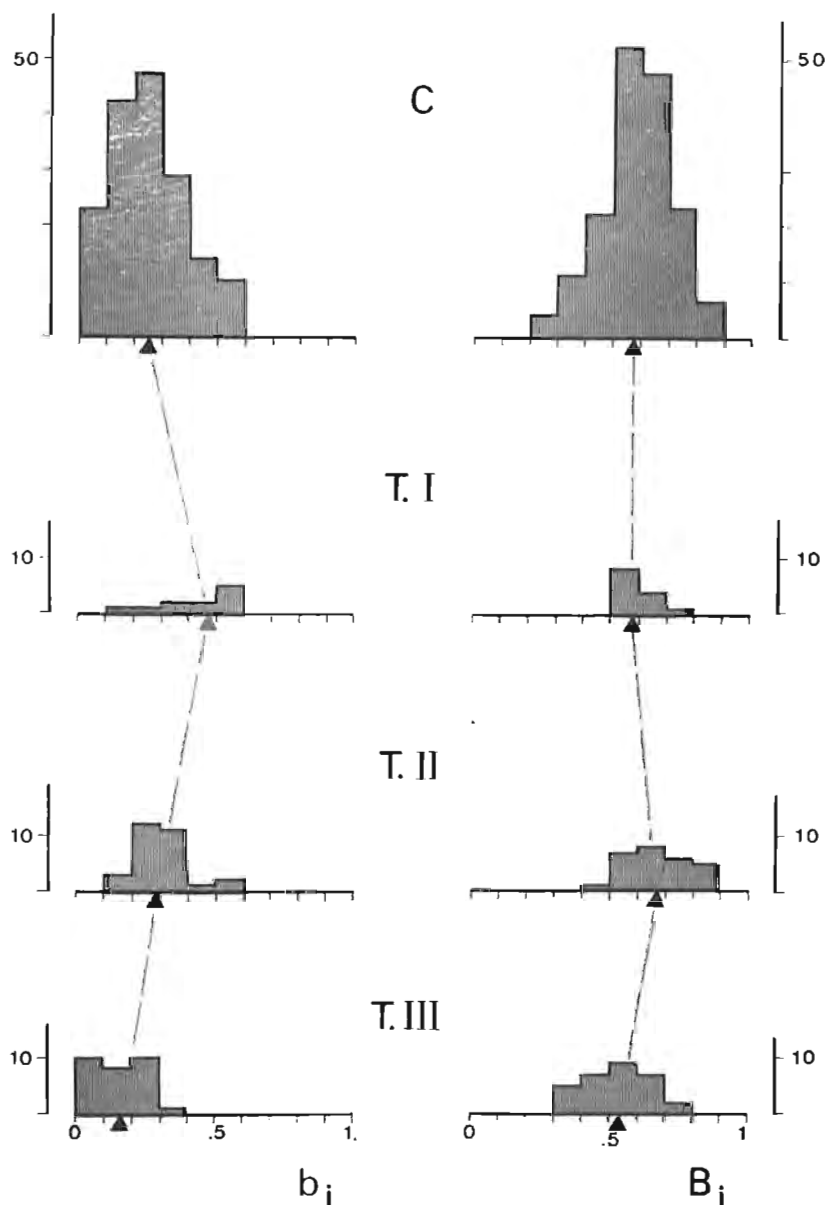


Figura 47.— Distribuciones de frecuencias de los valores mensuales de amplitud (B_i) y solapación (b_i) específicas en el uso global del espacio resultantes de combinar los resultados de las parcelas A y B y todos los meses del período de estudio. Se presentan por separado las distribuciones para las especies constantes (C) y temporales (T). Los tres grupos de especies temporales se describen en el texto. Los triángulos negros señalan las medianas de las distribuciones.

Por el carácter que tienen de comprobación de las hipótesis estructurales que formularemos más tarde, hemos querido llamar la atención sobre las propiedades de las distribuciones de a_{ij} y b_i , a la vez tan sugestivas y aparentemente contradictorias. Aparte de su interés descriptivo, tales distribuciones pueden servirnos, una vez que demostremos su relación con realidades estructurales, como un fácil instrumento en el análisis comparativo de comunidades cuando pueda disponerse de datos suficientes para efectuar estudios a lo largo de gradientes estructurales.

c) Especies constantes y temporales.

Un aspecto interesante de las distribuciones de los valores de amplitud y solapación reside en estudiar las posibles diferencias existentes entre las especies que permanecen todo el año formando parte de la comunidad (constantes, C) y aquellas que sólo la integran durante una época del mismo (temporales, T). En este apartado analizaremos dichas diferencias en lo que se refiere a las distribuciones de los valores específicos mensuales de solapación y amplitud de utilización (global), así como las diferencias entre las medias anuales de estos dos parámetros.

Las especies temporales han sido subdivididas en tres grupos atendiendo al período de su estancia en el encinar y sus características migratorias. Estos fueron los siguientes:

- T.I. Nidificantes exclusivos y visitantes ocasionales, sin invernada lejana. *S. serinus*, *C. carduelis*, *E. cia*, *S. unicolor*, *S. melanocephala*.
- T.II. Invernantes. *E. rubecula*, *P. collybita*, *R. ignicapillus*.
- T.III. Nidificantes y migrantes en paso, con invernada transahariana. *H. rustica*, *H. daurica*, *D. urbica*, *P. trochilus*, *P. bonelli*, *S. cantillans*, *S. borin*, *S. atricapilla*, *S. hortensis*, *M. striata*, *F. hypoleuca*, *L. senator*, *P. phoenicurus*.

Los datos brutos de amplitud y solapación en que nos basamos se hallan recogidos en los Apéndices 6, 7 y 8. Se han empleado para cada especie (i) y mes el valor de su amplitud en la utilización global del espacio (B_i) y el promedio mensual de sus valores de solapación con las restantes especies de la comunidad (b_i) que describimos en el apartado anterior. En la Figura 47 se representan las distribuciones de frecuencia anuales de b_i y B_i para los cuatro grupos de especies que hemos considerado.

Respecto a la amplitud de utilización, lo único digno de resaltar es que las especies invernantes (grupo T. II) parecen mostrar una mayor amplitud y generalismo en su explotación del hábitat que las restantes y que el grupo de especies con invernada lejana (T. III), por el contrario, parecen en promedio ligeramente más especializadas que el resto (menores amplitudes). Las especies

constantes (C) y T. I ofrecen distribuciones similares y ambas se sitúan en una posición intermedia entre los dos grupos antes mencionados (T. II y T. III). En cualquier caso, estas diferencias en amplitud no son demasiado apreciables.

Las diferencias entre grupos de especies en cuanto a solapación específica media, b_i , son sin embargo mucho más importantes. Destacan sobre todo los bajos niveles de superposición interespecífica a que se hallan sometidas las especies del grupo T. III, las cuales se revelan como las más especializadas e independientes en el seno de la comunidad. Esta elevada individualidad y especialización de las especies estivales de migración lejana coincide también con su amplitud de utilización B_i ligeramente menor que vimos arriba. Estas especies explotan el hábitat de una forma peculiar y característica (p. ej. Hirundinidae, Muscicapidae) que les evita coincidir con los demás integrantes de la comunidad. Este hecho está en pleno acuerdo con resultados vistos anteriormente por los cuales demostramos que las especies temporales que se añaden a la comunidad tienden a hacerlo explotando sectores del hábitat previamente defectivos de utilización. Del mismo modo, esta característica es responsable en gran parte del mínimo en solapación media mensual que se registra durante agosto y septiembre (ver Fig. 41), época en la que las especies T. III constituyen una importante fracción de la comunidad. Esta situación debe ser a su vez el origen de las correlaciones negativas entre el número de especies coexistentes y \overline{SOL} que vimos arriba.

Las especies temporales del grupo I, especies de presencia irregular y nidificantes exclusivos sin migración lejana, muestran los valores de b_i más elevados de todos (Fig. 47). Este grupo es un poco el cajón de sastre donde hemos incluido a especies bastante heterogéneas sin muchos rasgos comunes, por lo que es difícil llegar a una explicación satisfactoria de esta elevada coincidencia interespecífica en el empleo alimenticio del espacio. De cualquier forma, resulta muy sugestivo el hecho de que sea este grupo precisamente, el que contiene a las especies de origen local y presencia accidental, el que más elevadas superposiciones interespecíficas muestre. Esto podría sugerirnos que estas especies, a pesar de su origen local que les haría fáciles colonizadores del encinar, no lo ocupen durante períodos más largos de tiempo tal vez porque su modo de explotar el hábitat encuentre serios competidores en otras especies que previamente formaban ya parte de la comunidad.

Las especies constantes y las temporales invernantes (T. II) ofrecen distribuciones de b_i intermedias entre los dos grupos anteriores, presentando las primeras solapaciones ligeramente menores que las segundas. Las especies invernantes se enfrentan con superposiciones bastante más elevadas que las que mostraban los migrantes lejanos estivales (T. III), pero mucho menores que las de las especies temporales locales (T. I), por lo que se sitúan en una posición

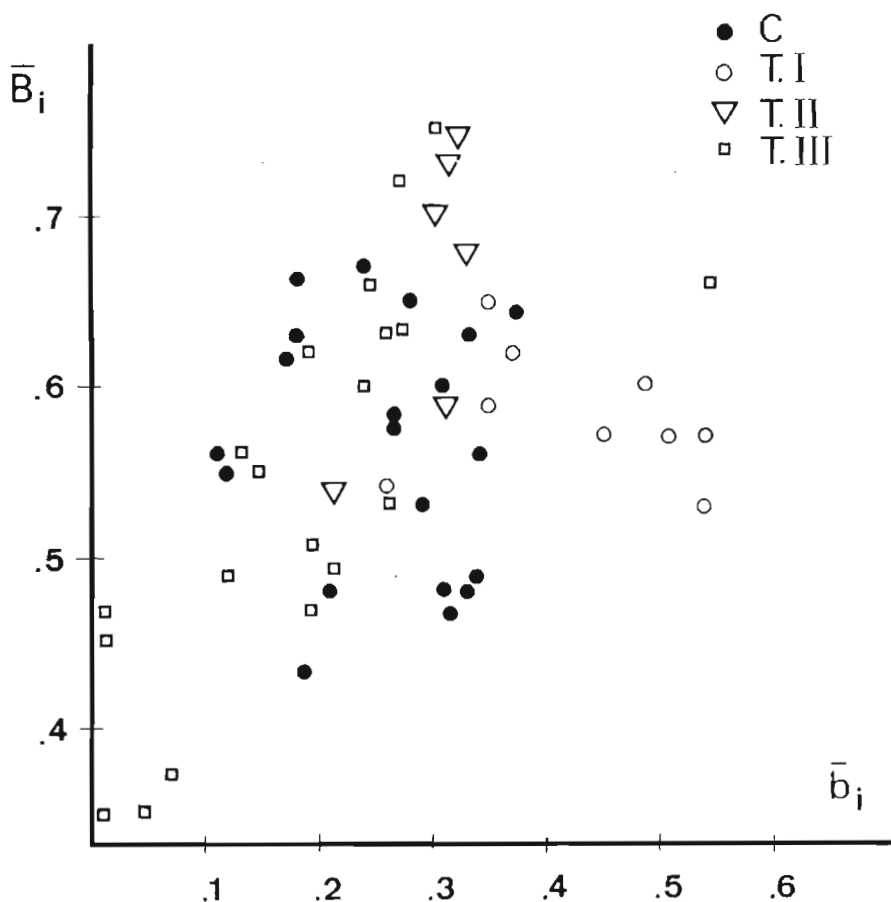


Figura 48.— Distribución en el plano \bar{B}_i - \bar{b}_i de las diversas especies integrantes de las comunidades A y B. \bar{B}_i y \bar{b}_i , medias anuales de amplitud y solapación, respectivamente, en el uso global del espacio para cada especie. Las categorías C y T se hallan descritas en el texto.

intermedia entre ambos grupos. La diferencia entre las distribuciones de los grupos T. II y T. III es estadísticamente significativa ($\chi^2 = 22,16$, $df = 2$, $p < 0,001$), así como la existente entre T. I y T. III ($\chi^2 = 12,13$, $df. = 2$, $p < 0,01$).

Conclusiones prácticamente idénticas a las anteriores se alcanzan si consideramos los valores medios anuales de amplitud (B_i) y solapación (b_i) globales para cada especie en lugar de las distribuciones de las cifras mensuales vistas arriba. Estas cifras reflejan las condiciones medias para cada especie durante el período en el cual es parte integrante de la comunidad. En la Figura 48 representamos la posición de las distintas especies en el plano definido por B_i y b_i . Cada símbolo representa una especie y se han diferenciado los cuatro grupos de éstas a que hemos venido haciendo alusión hasta aquí. La Tabla 28 recoge las cifras en que dicha figura se basa.

Los valores medios de solapación (b_i) más elevados son alcanzados por las especies del grupo T. I, las cuales aparecen bien diferenciadas del resto. Las especies invernantes (T. II) tienden a mostrar elevadas amplitudes junto con solapaciones medias o altas, y los migrantes lejanos (T. III) se distribuyen sobre una amplia zona del plano. Estas últimas especies son las que muestran los valores más bajos de B_i y b_i , aunque se extiendan hasta zonas de elevada amplitud y solapación. Los valores medios para cada grupo de especies (Tabla 28) indican que la solapación específica media aumenta en el sentido T. III \rightarrow C \rightarrow T. II \rightarrow T. I en las dos parcelas, y la amplitud lo hace de un modo algo distinto, T. III \rightarrow C \rightarrow T. I \rightarrow T. II, también en ambas parcelas. Todos estos aspectos coinciden esencialmente con los resultados vistos arriba al comparar distribuciones de frecuencias.

Se aprecia fácilmente en la Fig. 48 la estrecha relación existente entre los valores de b_i y B_i , siendo altamente significativa la correlación entre ambas magnitudes ($r_s = 0,483$, $t = 4,015$, $p < 0,001$, $n = 55$). Esto refleja un hecho hasta cierto punto intuitivo: especies que explotan el hábitat de un modo restringido y especializado (bajas B_i) son también propensas a exhibir escasa superposición con los restantes miembros de la comunidad. Por el contrario, las especies generalistas están predispuestas a sufrir elevadas solapaciones interespecíficas. Esto coincide con los resultados a que habíamos llegado en un apartado anterior al correlacionar las amplitudes y solapaciones medias mensuales (Tabla 26).

Un último aspecto que vamos a considerar es el de las relaciones efectivas de superposición entre las especies temporales y constantes, y cada grupo de estos dentro de sí. ¿Existe más coincidencia en el uso del espacio entre constantes y temporales que entre las constantes o las temporales entre sí?. Este tipo de planteamiento ofrece un gran interés, ya que podemos obtener información acerca de las estrategias de utilización seguidas por las especies que

TABLA 28.— Valores medios anuales de amplitud (\bar{B}_i) y solapación (\bar{b}_i) específicas en el uso global del espacio, parcelas A y B. Los dos parámetros anteriores se describen en el texto. Las letras junto a cada nombre específico son las abreviaturas por las que más adelante serán designadas las especies.

	PARCELA A		PARCELA B	
	\bar{b}_i	\bar{B}_i	\bar{b}_i	\bar{B}_i
<u>ESPECIES CONSTANTES (C)</u>				
G. theklae, G. th.	0,328	0,478	0,265	0,585
L. arborea, L. ar.	0,315	0,474	0,317	0,477
T. merula, T. mr.	0,310	0,480	0,293	0,531
T. viscivorus, T.vc.	0,349	0,586	-	-
A. caudatus, A. ca.	0,209	0,479	0,179	0,436
P. major, P.ma.	0,309	0,491	0,341	0,567
P. caeruleus, P.ca.	0,236	0,674	0,179	0,666
P. cristatus, P.cr.	0,284	0,651	0,267	0,581
C. brachydactyla, C.br.	0,123	0,551	0,108	0,567
S. europaea, S.eu.	0,181	0,623	0,173	0,616
F. coelebs, F.co.	0,375	0,644	0,327	0,628
Media:	0,274	0,568	0,245	0,565
<u>ESPECIES TEMPORALES (T)</u>				
<u>T. I.</u>				
S. melanocephala, S.me.	0,353	0,648	0,263	0,536
S. unicolor, S.un.	0,543	0,533	0,448	0,573
C. carduelis, C.ca.	0,344	0,571	-	-
S. serinus, S.se.	0,374	0,623	0,487	0,603
E. cia, E.ci.	-	-	0,506	0,571
Media:	0,454	0,594	0,426	0,571
<u>T. II</u>				
R. ignicapillus, R.ig.	0,308	0,590	0,207	0,541
E. rubecula, E.ru.	0,316	0,735	0,310	0,743
P. collybita, P.co.	0,329	0,681	0,299	0,701
Media:	0,318	0,669	0,272	0,662
<u>T. III</u>				
H. rustica, H.ru.	0,000	0,348	0,012	0,454
H. daurica, H.da.	0,000	0,478	-	-
D. urbica, D.ur.	-	-	0,047	0,353
S. borin, S.bo.	0,190	0,468	-	-
S. hortensis, S.ho.	0,545	0,661	0,069	0,371
S. cantillans, S.ca.	0,208	0,490	0,258	0,632
S. atricapilla, S.at.	0,306	0,754	-	-
P. trochilus, P.tr.	0,237	0,603	0,277	0,628
P. bonelli, P.bo.	0,195	0,509	-	-
F. hypoleuca, F.hy.	0,130	0,564	0,273	0,720
M. striata, M.st.	0,124	0,497	0,260	0,535
P. phoenicurus, P.ph.	0,248	0,663	-	-
L. senator, L.se.	0,191	0,624	0,145	0,548
Media:	0,198	0,555	0,168	0,530

forman el núcleo básico y permanente de la comunidad, y aquéllas que sólo están presentes durante un período de tiempo más o menos corto. En cada matriz mensual de solapación global (Apéndices 6 y 7) calculamos separadamente el promedio de aquellos elementos a_{ij} referidos a especies constantes x constantes (CxC), constantes x temporales (CxT) y temporales x temporales (TxT); obtuvimos así para cada mes tres cifras de solapación media que seguidamente comparamos con la media absoluta mensual de todos los elementos de la matriz (\overline{SOL}). Las diferencias, positivas o negativas, entre cada una de las tres medias parciales (CxC, CxT y TxT) y la media absoluta (\overline{SOL}) las representamos después gráficamente para los doce meses del ciclo anual (Fig. 49). Sólo hemos empleado los datos de la parcela A, ya que en B las especies temporales no están bien representadas y las medias parciales no pudieron ser debidamente calculadas en muchos meses.

Hemos de señalar un pequeño inconveniente de este método que puede distorsionar algo los resultados. En la media \overline{SOL} influyen proporcionalmente más los valores de a_{ij} entre especies constantes (CxC), ya que son mucho más numerosos en la matriz. Al comparar los tres promedios parciales con \overline{SOL} , el referente a CxC va a estar siempre relativamente próximo al nivel que hemos fijado como "standard", ya que los valores de CxC participaron relativamente más en su cálculo. Este inconveniente puede quizás no serlo tanto si concebimos conceptualmente que el nivel CxC sea de algún modo una especie de matizador o regulador de \overline{SOL} , aunque en cualquier caso no debemos ignorar el hecho que hemos señalado y en la Fig. 49 prestar atención sobre todo al signo de las desviaciones y no a su valor absoluto.

Durante todo el año, la solapación entre las especies constantes y las temporales (CxT, Fig. 49) es superior al promedio mensual, a excepción de los tres meses estivales (julio, agosto, septiembre), época en la que desciende por debajo del nivel de \overline{SOL} . Esto indica que, salvo el caso especial de las especies temporales estivales (T. III), el resto de los visitantes temporales invaden la comunidad a expensas de coincidir fuertemente con las especies que permanecen en ella todo el año. Visto desde otro ángulo, puede afirmarse que las especies estivales son muy diferentes a las constantes en su modo de explotar el espacio, mientras que el resto de las temporales son más similares a las constantes que estas últimas entre sí.

La superposición media entre las especies constantes (CxC, Fig. 49) es inferior a \overline{SOL} durante ocho meses del año, coincidiendo tres de los cuatro restantes con la época estival (julio, agosto, septiembre). Esto sugiere que, como cabría haber esperado, las especies que coexisten permanentemente en el encinar explotan éste de tal modo que su coincidencia interespecífica es relativamente baja, por lo menos en comparación con el promedio mensual. El hecho de que durante la fase estival la superposición CxC suba por encima del nivel

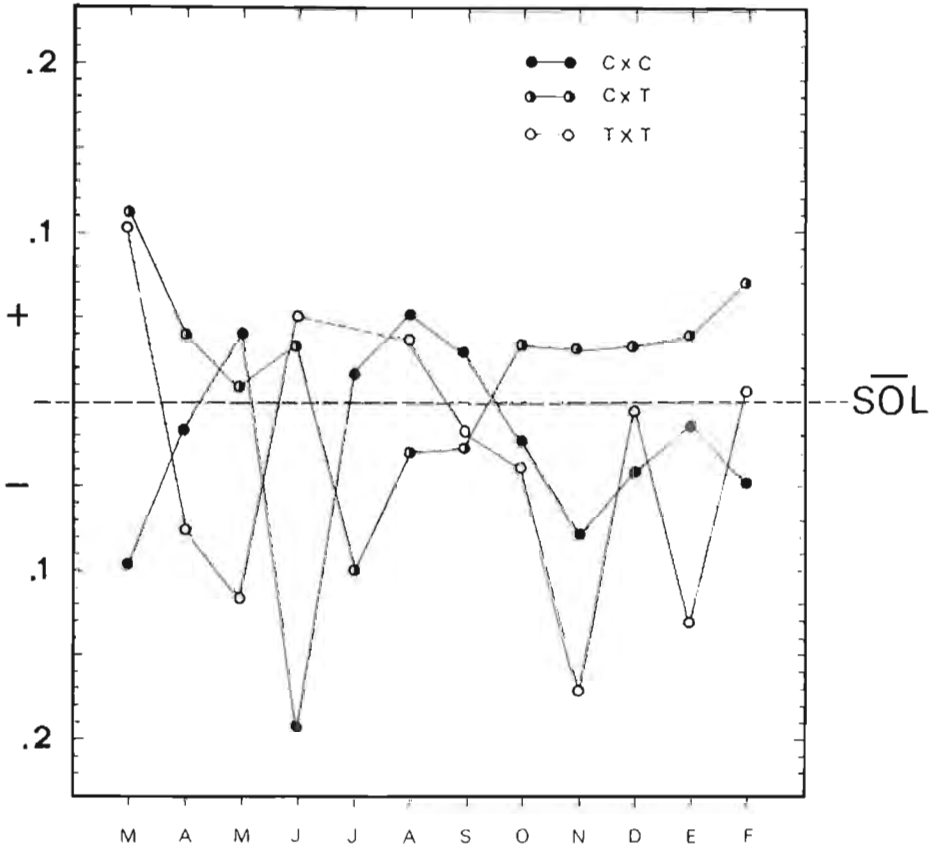


Figura 49.— Evolución anual de las desviaciones respecto a la solapación media mensual (\overline{SOL}) de las superposiciones medias entre especies constantes y temporales (C x T) y cada una de éstas entre sí (C x C, T x T). Parcela A, solapación en el uso global del espacio.

de \overline{SOL} está originado por la circunstancia de que las especies temporales estivales, con su especialización y característico modo de utilizar el hábitat, hacen descender mucho el promedio mensual \overline{SOL} (Fig. 41), trayendo esto como consecuencia un simple desplazamiento relativo de los puntos CxC.

La solapación de las especies temporales entre sí (TxT, Fig. 49) es generalmente inferior al promedio mensual, excepto durante el verano y los meses de febrero y marzo, guardando pues ciertas similitudes con la evolución de los puntos CxC que acabamos de ver.

Los resultados que hemos venido exponiendo en el presente apartado pueden resumirse del siguiente modo. La comunidad de Passeriformes del encinar está constituida por un núcleo competitivamente independiente y cerrado de especies constantes que explotan permanentemente el hábitat de un modo tal que resulta en unos bajos niveles de solapación interespecífica. Las especies temporales que se añaden a las anteriores no entran aparentemente dentro del esquema seguido por los habitantes permanentes y se solapan intensamente con éstas. Estas fuertes superposiciones entre constantes y temporales pueden quizás persistir y no ser objeto de ajustes evolutivos por la breve permanencia de las especies temporales. Una importante y característica excepción a la regla anterior la constituyen las especies temporales estivales (T. III), grupo que invade la comunidad con un estilo propio y característico de explotar el hábitat, que no colisiona con las especies permanentes preexistentes y que hace que la superposición de temporales con constantes baje fuertemente de nivel en estos meses de verano. La peculiaridad de las especies T. III reside sobre todo en lo estrecho de sus nichos y en utilizar sectores del hábitat que estaban previamente defectivos de explotación. Estas zonas son sobre todo el espacio de aire libre a alturas medias o bajas, cazando desde posaderos o en vuelo continuo (Hirundinidae, Muscicapidae). Las relaciones de las especies temporales entre sí tienden a ser de baja solapación durante la mayor parte del año, lo cual refleja un cierto grado de ajuste competitivo en este grupo de especies aparentemente inconexo.

Estructura competitiva: submatrices, bloques o "guilds"

1.— Introducción.

Las condiciones de estabilidad local de sistemas interactivos multiespecíficos han sido exploradas teóricamente por numerosos autores. GARDNER y ASHBY (1970) sugieren que sistemas amplios conectados aleatoriamente serán estables hasta un cierto nivel crítico de conectividad, superado el cual el conjunto se vuelve rápidamente inestable. Sus conclusiones se basaron en sencillas simulaciones llevadas a cabo con ordenador. MAY (1972) vuelve a tratar sistemas del tipo del estudiado por los autores anteriores, esta vez desde un

punto de vista analítico, llegando a idénticas conclusiones y aportando además algunos enfoques nuevos. Entre estos últimos destaca la demostración de que para una intensidad media de interacción dada, el conjunto multiespecífico tenderá a mejorar las condiciones de estabilidad si las relaciones de conectividad se ordenan formando bloques o submatrices dentro de la matriz original. Esto es, si las especies se ordenan de tal forma que las interacciones de una especie dada son altas con un grupo de especies y bajas con todas las demás. Estas conclusiones se refieren explícitamente a las matrices cuyos elementos son los coeficientes de competencia α_{ij} en las ecuaciones diferenciales de Lotka-Volterra ("matrices de comunidad", LEVINS 1968).

Por otra parte y en un plano puramente empírico, ROOT (1967) había propuesto algunos años antes el término de "guild" o "gremio" para designar a un grupo de especies que explotan el mismo tipo de recursos de una manera análoga, solapándose por tanto fuertemente entre sí. Dicho autor considera esta unidad como pieza elemental del conjunto de especies que integran la comunidad e interaccionan dentro de ella, discutiendo sobre todo la utilidad del concepto dentro de un contexto puramente práctico. Esta alternativa la han adoptado después numerosos autores en sus estudios de comunidades (p. ej. WILLSON 1974, CODY 1974, DIAMOND 1975, HERRERA e HIRALDO 1976, ULFSTRAND 1977), tratando los "guilds" o gremios como unidades elementales en la utilización del espacio ecológico, pero sin relacionar explícitamente la concepción empírica que el término "guild" de ROOT (1967) encierra en sí mismo con las entidades teóricas que postula la formulación de MAY (1972).

La matriz de comunidad con elementos α_{ij} no puede ser asimilada a una matriz de solapación con elementos a_{ij} obtenida de datos empíricos acerca de funciones de utilización, ya que esta última sólo mide el grado de coincidencia en el uso de una o varias dimensiones críticas del nicho y por tanto únicamente la intensidad potencial de competencia. Por esta causa, la formulación teórica de GARDNER y ASHBY (1970) y MAY (1972, 1973) en cuanto a las condiciones de estabilidad de los sistemas pluriespecíficos no puede ser en principio verificada ni abordada desde el plano empírico que representan las matrices de solapación. No se pueden hacer equivalentes competencia y solapación, como numerosos autores han puesto de manifiesto (PIANKA 1974b, DAYTON 1973, SALE 1974), pero a pesar de esta intrínseca diferencia muchas veces se han aplicado a las matrices de solapación los instrumentos matemáticos y teóricos que en perfecta objetividad sólo podrían insertarse sobre verdaderas matrices de competencia (MACARTHUR 1968, LEVINS 1968, PIANKA 1969, 1972b, CODY y CODY 1972, BROWN y LIEBERMAN 1973, RICHARDSON y SMOUSE 1975). Aunque en algunos casos se han demostrado importantes desacuerdos entre la realidad bajo estudio y las predicciones

ciones obtenidas mediante el proceder anterior (DAYTON 1973), esta técnica ha sido en general altamente fructífera y responsable en gran parte de la reciente evolución de la teoría ecológica, a pesar de su inexactitud explícitamente reconocida. Este hecho se ha producido probablemente porque en la mayoría de las situaciones competitivas ha de existir una cierta correlación entre competencia y solapación en las funciones de utilización (pero ver PLANKA 1974b).

Siguiendo esta línea y reconociendo nosotros también los inconvenientes que plantea, podemos intentar aplicar a nuestras matrices de solapación determinados elementos teóricos y demostrar la existencia de bloques o submatrices en el seno de aquéllas; en caso de que las matrices sean en efecto internamente heterogéneas, estudiaremos las condiciones de estabilidad de las comunidades en función del número y composición de las submatrices obtenidas, haciendo además equivalentes el concepto empírico de "gremio" (ROOT 1967) con el teórico de "bloque" o "submatriz" (MAY 1972). Aparte del interés teórico del análisis, éste nos servirá para comprender el origen de diversos resultados aparentemente contradictorios que hemos ido presentando en apartados anteriores, los cuales sólo pueden ser explicados simultáneamente si consideramos a la comunidad integrada por varios gremios de especies relativamente independientes entre sí.

2.— Métodos.

Tomando como dato de partida la matriz de solapación, es imprescindible aplicar métodos multivariantes para conseguir delimitar de modo perfectamente objetivo los posibles bloques internos en que se estructure dicha matriz. Cada elemento a_{ij} de ésta es en realidad una medida de similaridad entre dos vectores $(x_i^1, x_i^2, \dots, x_i^m)$ y $(x_j^1, x_j^2, \dots, x_j^m)$ cuyos elementos describen la utilización de las m categorías del hábitat por parte de las especies i y j respectivamente, o expresado de otro modo, la posición de las especies i y j en el hiperespacio de m dimensiones que constituye el hábitat para nosotros. Visto desde este punto de vista, la matriz de solapación describe las relaciones de afinidad entre especies (vectores) de un modo equivalente a una matriz basada en correlaciones, distancias euclidianas o cualquier otro parámetro de los que habitualmente se emplean en análisis multivariantes aplicados a taxonomía (SNEATH y SOKAL 1973) o comunidades vegetales (ORLOCI 1975). La diferencia estriba únicamente en que el parámetro que hemos empleado para medir similitud tiene un sentido ecológico y obedece a un criterio en el que otorgamos un peso mayor a las condiciones de reparto del hábitat.

A la vista de esto, es potencialmente aplicable a las matrices de solapación cualquier método multivariante de los que habitualmente se emplean para clasificación u ordenación de entidades (especies, comunidades, parcelas, etc.)

dotadas de un conjunto de atributos medibles y que operen sobre matrices de afinidad entre pares de entidades. Hasta la fecha, los únicos métodos empleados para dilucidar la estructura competitiva de comunidades aplicados a matrices de solapación, han sido los de clasificación (CODY 1973, 1974, HERRERA e HIRALDO 1976). El resultado de los mismos es la obtención para cada matriz de un dendrograma en el que las especies forman grupos atendiendo a la intensidad de superposición en el uso del recurso que se considere. Estos grupos resultantes pueden ser tomados como "gremios" de especies, ya que aparecerán juntas aquellas especies que empleen los recursos de modo más parecido, estando separados de los demás grupos que lleven a cabo otras formas de utilización.

El algoritmo seguido para la construcción de estos esquemas clasificatorios puede ser cualquiera de los habituales (SNEATH y SOKAL 1973, ORLOCI 1975), aunque hasta ahora (CODY 1973, 1974 HERRERA e HIRALDO 1976) se ha empleado únicamente aquél en el cual las funciones de grupos se realizan calculando la similaridad media entre grupo y especie ajena al mismo, otorgando igual peso a ambos (UPGMA; SNEATH y SOKAL 1973, p. 230).

Entre las ventajas de la clasificación para investigar la estructura de las matrices de solapación, se cuenta la posibilidad de realizar comparaciones entre clasificaciones, cuantificar el grado de distorsión introducido por el método en la estructura original de los datos (SOKAL y ROHLF 1962) y obtener una visión gráfica relativamente simplificada de la comunidad. Su principal inconveniente reside en que a veces es difícil delimitar los grupos cuando las fusiones se producen a niveles muy diferentes y es necesario introducir una cierta dosis de arbitrariedad a la hora de elegir el nivel a partir del cual debemos escoger los grupos. Puede achacársele también una cierta rigidez y escasa eficiencia a la hora de tratar matrices relativamente homogéneas con predominio de transiciones continuas entre especies, en cuyo caso los grupos que se originan pueden carecer de sentido real.

Un segundo método de investigar la estructura de las matrices de solapación y que empleamos aquí por primera vez es el análisis factorial de las mismas, el cual consiste esencialmente en reducir las dimensiones del sistema, simplificándolo y obteniendo una serie de factores que sirven para explicar las principales tendencias de variación en el conjunto de los datos (ver p. ej. STROUD 1953, WALLACE y BARDER 1967 para aplicaciones taxonómicas del método y CATTELL 1965 para una descripción teórica del mismo). Los datos básicos del análisis factorial son los coeficientes de correlación entre las diversas variables y la teoría matemática del mismo (CATTELL 1965, McDONALD 1970) descansa en las propiedades y características de la matriz de correlación entre variables. En el caso que nos ocupa, los elementos de las matrices de solapación no son coeficientes de correlación, por lo que en estricta

teoría el método no puede ser aplicado. Sin embargo y al igual que en una matriz de correlación, los elementos a_{ij} son iguales a los a_{ji} , están comprendidos entre cero y la unidad y los términos de la diagonal principal a_{ii} son iguales a la unidad, por lo que en la práctica las matrices de solapación son indistinguibles externamente de las de correlación, aunque en aquéllas no son posibles los elementos negativos. No existe pues ningún inconveniente práctico para aplicar a las matrices de solapación el aparato matemático del análisis factorial y manejarlas como si se tratase de matrices de correlación. Aunque hemos de recordar en todo momento las importantes diferencias conceptuales, los resultados que presentaremos más adelante demostrarán que éstas no impiden que el método proporcione un adecuado análisis de las matrices de solapación, por encima de la inconsistencia teórica que ofrece a primera vista.

El resultado que proporciona el análisis factorial consiste en un conjunto de coeficientes para cada especie (variable) en los distintos factores después de llevarse a cabo la necesaria rotación de los mismos (CATTELL 1965). A partir de estas cifras, las especies podemos agruparlas atendiendo a la distribución de valores absolutos y relativos de sus coeficientes sobre los diversos factores. Esto podemos hacerlo directamente mediante observación de la matriz de factores o a través de representaciones gráficas. En nuestro caso, cada grupo de especies así obtenido utilizaría el hábitat de un modo similar y deberá ser considerado un "gremio" de especies. Estos grupos son en realidad un subproducto del método, que está destinado a proporcionar una ordenación y no una clasificación discreta.

La ordenación se lleva a cabo teniendo en cuenta toda la información contenida en la matriz, mientras que en el método de clasificación el dendrograma se construye mediante fusiones para las que sólo se tienen en cuenta una pequeña fracción de la información inherente a la matriz. Por ello, el análisis factorial no producirá los artefactos que se originan a veces en las clasificaciones por ignorar información importante a lo largo de su elaboración. Otra ventaja del método es su elasticidad y la posibilidad de valorar el realismo de los grupos formados. Un inconveniente es quizás el hecho de ser algo más laborioso y no ser en principio matemáticamente tan correcto como el procedimiento clasificatorio que describimos anteriormente.

Para obtener una valoración de ambos métodos, hemos aplicado simultáneamente los procedimientos de clasificación y ordenación a nuestras matrices de solapación en el uso del espacio (Apéndices 6 y 7). La clasificación se efectuó con el programa de ordenador ALC de ORLOCI (1975) en su versión FORTRAN. El análisis factorial se realizó con el programa BMD03M del grupo BMD, Universidad de California (DIXON 1968). En los cálculos se utilizaron siempre como datos de entrada las matrices de solapación obtenidas en salida perforada a partir del programa que las calculaba usando el método el Col-

well-Futuyma. En el análisis de las matrices de solapación en altura y zonas estructurales se rotaron cinco factores, mientras que para las matrices de solapación global se rotaron ocho.

El método seguido para obtener los grupos de especies a partir de los resultados del análisis factorial se ilustra con un ejemplo en la Tabla 29 y Figura 50, referido a la matriz de solapación por zonas durante marzo en la parcela A. Las especies son ordenadas en función de la significación de sus coeficientes sobre los sucesivos factores, tomando arbitrariamente como coeficientes "significativos" los superiores a 0,700. De esta forma, cada grupo de especies corresponde generalmente a un factor. En la Fig. 50 se presenta gráficamente la distribución de las especies en los planos definidos por los factores I-II y II-III, habiendo sido delimitados los mismos grupos que surgen de la Tabla 29. Puede observarse la existencia de cinco grupos de especies ("gremios") en lo que concierne a su uso de las zonas estructurales del hábitat, cada uno de ellos asociado a un factor.

TABLA 29.— Resultado del análisis factorial de la matriz solapación por zonas en la parcela A durante marzo, ilustrando el procedimiento seguido para la construcción de los grupos o "gremios" de especies. Se ofrecen los valores de los coeficientes de cada especie en cada uno de los cinco factores rotados (F. I, F. II, etc.). Se subrayan los coeficientes 'significativos', habiéndose ordenado las especies de forma que se hallen juntas aquéllas con coeficientes significativos sobre un mismo factor.

	F. I	F. II	F. III	F. IV	F. V
P, major	<u>0,861</u>	-0,042	-0,068	0,360	0,226
T. merula	<u>0,921</u>	-0,014	-0,019	0,286	0,056
S. serinus	<u>0,903</u>	0,132	0,080	0,247	0,157
P. caeruleus	-0,024	<u>0,920</u>	0,260	0,094	0,071
S. atricapilla	0,108	<u>0,919</u>	0,056	0,232	0,153
S. europaea	-0,022	0,251	<u>0,933</u>	0,087	0,228
F. coelebs	0,506	0,297	0,032	<u>0,764</u>	0,009
E. rubecula	0,292	0,099	0,110	<u>0,852</u>	0,270
P. collybita	0,569	0,258	0,061	<u>0,732</u>	0,002
P. cristatus	0,285	0,238	0,328	0,186	<u>0,832</u>

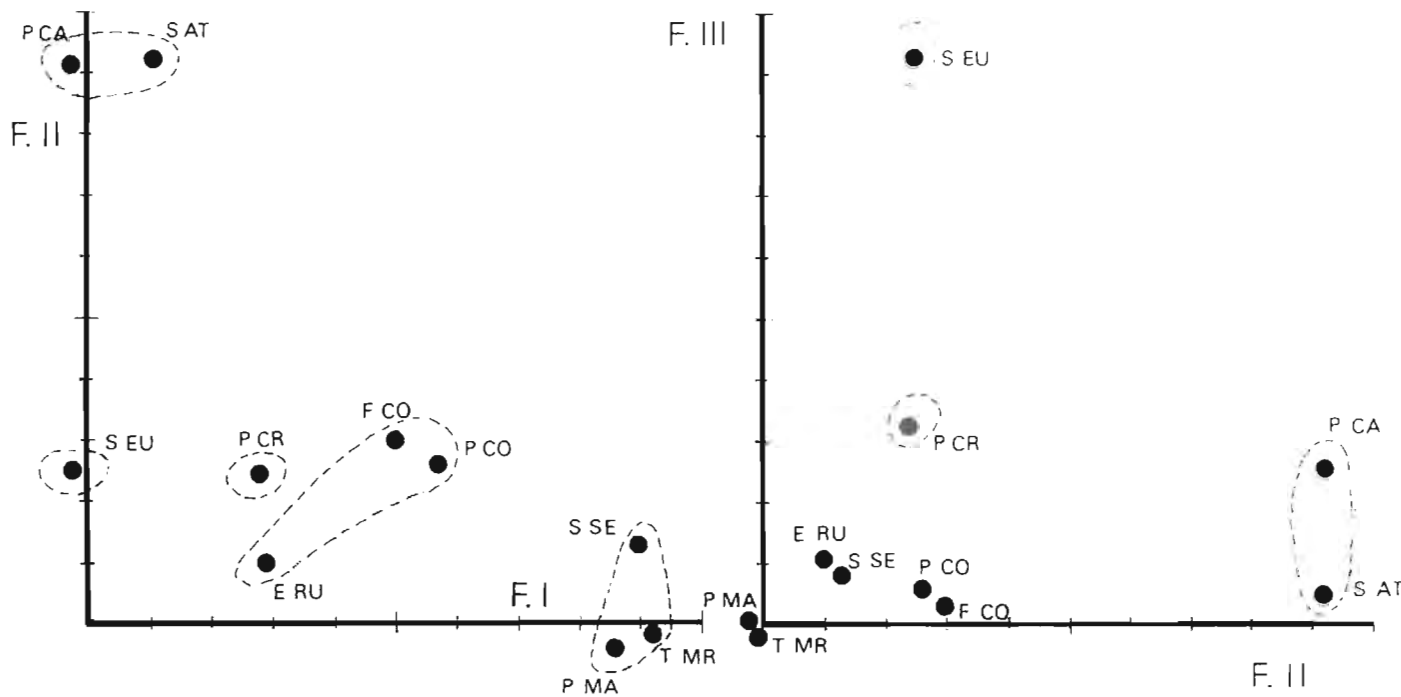


Figura 50.— Parcela A, análisis factorial de la matriz de solapación por zonas durante marzo, representación gráfica del ejemplo que se recoge en la Tabla 29. Situación de las distintas especies (abreviaturas como en Tabla 28) en los planos definidos por los factores rotados I, II y III. Las coordenadas que se representan son los valores de los coeficientes sobre cada factor reflejados en la Tabla 29. La línea de trazos encierra aquellas especies que integran un mismo "gremio".

3. - Resultados.

En un estudio previo de todas las matrices se aplicaron simultáneamente a cada una de ellas (12 x 3 en A, 11 x 3 en B) los dos métodos anteriores. Se obtuvieron así 69 clasificaciones y otras tantas ordenaciones referidas unas y otras a las mismas matrices. Los resultados del método de clasificación estuvieron destinados principalmente a verificar de algún modo la fiabilidad de la visión obtenida mediante el análisis factorial, ya que este último método no ha sido utilizado previamente y su aplicabilidad no es en principio evidente, mientras que el sistema clasificatorio ha sido mucho más empleado y su utilidad se admite corrientemente.

Fueron comparados para cada matriz los grupos de especies resultantes según la clasificación y la ordenación. En todos los casos los grupos eran prácticamente coincidentes, aunque pudieron ser detectadas algunas irregularidades en un 10% aproximadamente de las clasificaciones. Estas irregularidades consistían sobre todo en asignaciones de especies a grupos que, conociendo su utilización del hábitat, no eran obviamente los más apropiados. Estas anomalías pueden ser en parte atribuidas al orden relativamente bajo de nuestras matrices, lo cual permite pequeñas oscilaciones sin sentido en los valores de similitud media en que se basa el algoritmo empleado. En ningún caso aparecieron irregularidades en los resultados del análisis factorial, ya que en última instancia los grupos eran elaborados por nosotros mismos en función de los coeficientes obtenidos. La elasticidad del método permitía estudiar las circunstancias concretas de algunas especies que podían aparecer en situación dudosa. No obstante, este hecho apenas se produjo, ya que la consideración de los coeficientes sobre factores rotados bastaba habitualmente para agrupar las especies de una manera rutinaria y mecánica.

Demostrada la fiabilidad del análisis factorial aplicado a las matrices de solapación e incluso su mayor realismo, el procedimiento clasificatorio fue abandonado posteriormente y reemplazado totalmente por aquél en el estudio de los "gremios" de especies. Sin embargo, vamos a presentar a continuación algunos resultados de las clasificaciones que nos servirán para describir aspectos generales de la evolución estructural de las comunidades a lo largo del año y constituirán a la vez una introducción para los apartados posteriores.

a) Aspectos generales en la evolución estructural de la comunidad.

Recogemos en las Figuras 51 y 52 los dendrogramas correspondientes a las distintas matrices mensuales de solapación global en las parcelas A y B. El aspecto más destacable de dichas clasificaciones es el evidente dinamismo que presenta a lo largo del tiempo la densidad de empaquetamiento de las especies y la distribución de éstas en grupos. El número de estos, la cantidad de espe-

cies que cada uno engloba y el nivel de solapación en que tienen lugar la mayoría de las fusiones, son elementos que experimentan cambios muy importantes a lo largo del año, pudiendo afirmarse que los dendrogramas cambian siempre de aspecto de un mes al siguiente y, por tanto, también la estructura comunitaria que reflejan.

Existe una cierta continuidad en cuanto a la identidad de determinados grupos (p. ej. rebuscadores en la periferia de las copas, trepadores sobre troncos) cuya presencia es observable a lo largo de todo el año, mientras que otros (p. ej. cazadores aéreos) sólo existen durante ciertas fases del ciclo anual. La llegada de algunas especies temporales da lugar muchas veces a la aparición de nuevos grupos bien diferenciados del resto.

Si admitimos que la unidad competitiva elemental de la comunidad a efectos estructurales es el "gremio" (cf. ROOT 1967), podemos afirmar a la vista de las Figs. 51 y 52 que el proceso que permanentemente modifica la situación interna de la comunidad consiste generalmente en la alteración continua de los "gremios". En el caso límite, una especie muy individualizada constituye un gremio por sí sola y la adición o supresión de la misma es un caso particular del proceso anterior. En otras ocasiones, las especies temporales no crean gremios, sino que se introducen en los preexistentes. La importancia relativa de estas dos alternativas sufre variaciones en distintas fases del ciclo anual. Mientras que en primavera y verano las nuevas especies tienden a formar nuevos gremios, las especies temporales de otoño e invierno se insertan en gremios preexistentes.

Observando con cierto detalle los dendrogramas contenidos en las Figs. 51 y 52 y relacionando las distintas especies con su modo particular de explotar el hábitat (cf. Tabla 23), podemos encontrar determinados grupos standard de especies que aparecen reiteradamente en las clasificaciones. Realizando una abstracción simplificadora, estos grupos de utilización pueden reducirse a seis grandes modalidades de explotación del hábitat, dentro de las cuales quedan incluidas todas las especies registradas en la comunidad a lo largo del año. Estos grupos son:

- a) Explotación exclusiva del suelo (p. ej. *Alaudidae*).
- b) Explotación simultánea del suelo y la vegetación (p. ej. *E. rubecula*).
- c) Explotación casi exclusiva de tronco y ramas gruesas (p. ej. *S. europaea*).
- d) Utilización casi exclusiva de hojas y ramitas (p. ej. *P. caeruleus*).
- e) Explotación exclusiva del aire libre (*Hirundinidae*).
- f) Explotación del aire libre en conexión con la vegetación (p. ej. *M. striata*).

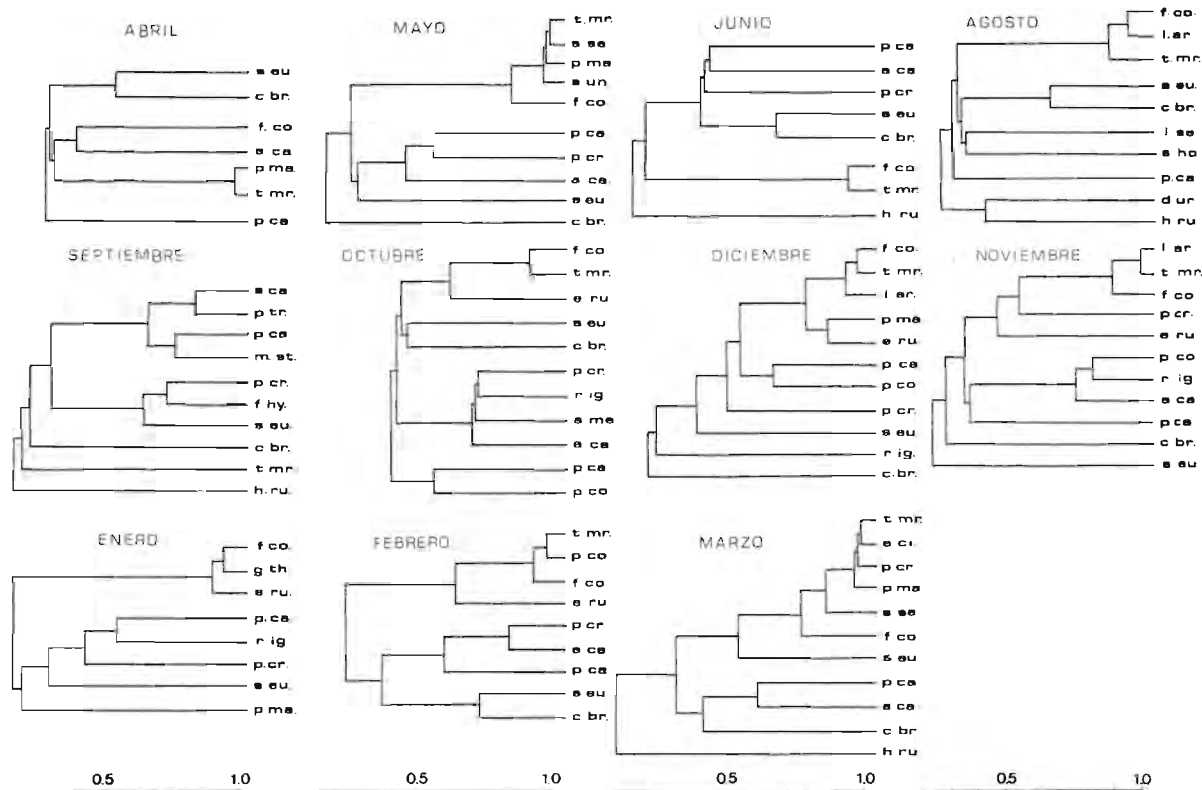


Figura 52.— Parcela B, clasificaciones mensuales de las especies integrantes de la comunidad basadas en las respectivas matrices de solapación global. La escala horizontal expresa valores de solapación (a_{ij}). Las abreviaturas empleadas para designar las especies se recogen en la Tabla 28.

Estos amplios grupos de especies pueden aparecer juntos en los resultados de la clasificación de un mes (ver p. ej. Agosto, parcela A), pero lo normal es que falten uno o varios en la mayoría de los meses. En la Figura 53 representamos gráficamente la sucesión observada en estas grandes líneas de utilización elemental del hábitat. Aunque se trate de una evidente simplificación del conjunto, los resultados son altamente expresivos y resumen algunos aspectos de la evolución estacional de las comunidades del encinar a los que hemos hecho alusión indirectamente en ocasiones anteriores.

Sólo tres modalidades de explotación están representadas continuamente en la comunidad: suelo exclusivo, troncos-ramas y ramitas-hojas. Las otras tres categorías ofrecen una sucesión estacional bien marcada. El cúmulo de especies que usan el aire libre (exclusivamente o en conexión con vegetación) sólo aparece con entidad propia durante primavera y verano. La modalidad de explotación que consiste en utilizar el suelo y la vegetación simultáneamente o en estrecha conexión, parece desarrollarse precisamente en la fase complementaria de la anterior, es decir, durante otoño e invierno. La realidad de esta sucesión, junto a los resultados expuestos arriba que demostraban que las especies temporales estivales constituyen un elemento muy individualizado en el curso estacional de la comunidad, confirman que el máximo anual de complejidad en las comunidades del encinar tiene lugar durante primavera y verano, época en la cual la adición de nuevas especies trae consigo una diversificación de los sistemas de explotación.

b) Gremios de especies: constitución y evolución estacional.

Los resultados brutos del análisis de las matrices mensuales consistieron en los coeficientes alcanzados por las diversas especies sobre los factores rotados. A partir de esta información y siguiendo el procedimiento que hemos descrito arriba fueron contruidos para cada mes y dimensión del hábitat una serie de grupos de especies o gremios. No vamos a entrar en detalle ahora en el estudio de la identidad taxonómica de las especies integrantes de los gremios, ya que nuestra intención principal es la de considerar los resultados globalmente para investigar situaciones estructurales a nivel de comunidad.

En las Tablas 30 y 31 resumimos los aspectos más importantes que se derivan de los resultados del análisis factorial. Estos son para cada mes el número de gremios, el número medio de especies por gremio y el tamaño (en número de especies integrantes) del gremio más amplio. El aspecto más interesante es a nuestro juicio la relativa constancia que se observa en el número medio mensual de especies por gremio, con independencia de la época del año, parcela o dimensión del hábitat que se considere. En general, dicha cifra viene a situarse entre 1-2 especies por gremio. No obstante, en todos los meses surgen gremios con un número de especies bastante superior a dicho promedio.

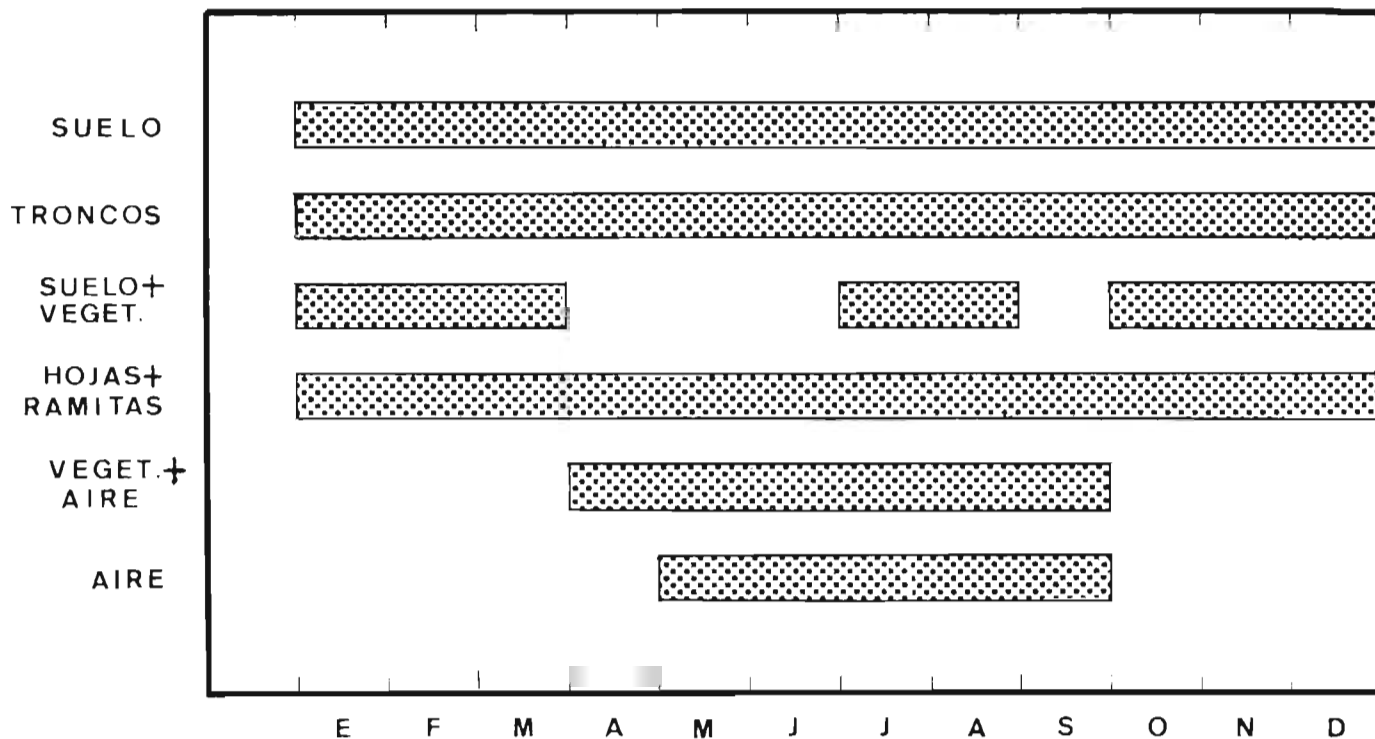


Figura 53.— Parcelas A y B. Presencia a lo largo del año de las seis grandes categorías de explotación del habitat (ver texto). Los grupos se eligieron sobre la base de los resultados contenidos en las Figs. 51 y 52.

TABLA 30.— Parcela A, resumen de los resultados obtenidos mediante análisis factorial de las matrices de solapación. \bar{X} , media anual.

MES	A L T U R A .			Z O N A S .			G L O B A L .		
	Nº de - gremios	especies/ gremio	tamaño del mayor	Nº de - gremios	especies/ gremio	tamaño del mayor	Nº de - gremios	especies/ gremio	tamaño del mayor
03	4	2,50	6	6	1,67	3	8	1,25	3
04	4	3,25	6	6	2,17	4	7	1,86	5
05	5	2,60	6	6	2,17	4	9	1,44	4
06	4	3,00	7	6	2,00	4	8	1,50	4
07	4	2,50	5	5	2,00	4	7	1,43	4
08	8	1,75	3	7	2,00	4	8	1,75	2
09	6	2,00	3	5	2,40	4	8	1,50	3
10	5	1,80	4	8	1,12	2	8	1,12	2
11	5	1,60	3	5	1,60	2	8	1,00	1
12	6	1,67	2	6	1,67	3	9	1,11	2
01	6	1,67	3	6	1,67	3	8	1,25	2
02	4	2,50	4	5	2,00	3	8	1,25	2
\bar{X}	5,1	2,24	4,3	5,9	1,87	3,3	8,0	1,37	2,8

TABLA 31.— Parcela B, resumen de los resultados obtenidos mediante análisis factorial de las matrices de solapación.

MES	A L T U R A			Z O N A S			G L O B A L		
	Nº de - gremios	especies/ gremio	tamaño del mayor .	nº de - gremios	especies/ gremio	tamaño del mayor	nº de - gremios	especies/ gremio	tamaño del mayor.
04	4	1,75	3	6	1,17	2	6	1,17	2
05	5	2,00	5	7	1,43	4	6	1,67	5
06	5	1,60	3	7	1,14	2	7	1,14	2
08	7	1,43	4	6	1,67	3	7	1,43	3
09	5	2,00	4	7	1,43	3	7	1,43	2
10	7	1,57	3	7	1,57	3	7	1,57	4
11	4	2,75	5	5	2,20	3	7	1,57	3
12	6	1,83	4	6	1,83	3	8	1,38	3
01	5	1,60	3	5	1,60	3	6	1,33	3
02	4	2,25	3	5	1,80	3	6	1,50	3
03	4	2,75	5	5	2,20	6	7	1,57	5
\bar{X}	5,1	1,96	3,8	6,0	1,64	3,2	6,7	1,43	3,2

Puede apreciarse la existencia de una cierta evolución estacional en los parámetros anteriores, la cual es patente sobre todo en la parcela A. Durante la primavera y comienzos del verano, el gremio mayor de cada mes lo constituyen un elevado número de especies, viéndose posteriormente muy reducido durante el resto del año. Este fenómeno puede apreciarse también en las clasificaciones de las Figs. 51 y 52, donde podemos comprobar que es responsable del mismo el numeroso grupo de especies que durante primavera y parte del verano explotan exclusivamente el suelo y crean por sí solas un gremio muy dilatado y homogéneo.

Como era lógico esperar a la vista de resultados expuestos anteriormente, existe en ambas parcelas un gradiente en los valores de los tres parámetros recogidos en las Tablas 30 y 31 al pasar de considerar el hábitat dividido en alturas a serlo en zonas estructurales y zonas mixtas. Los gremios menos numerosos pero constituidos cada uno por mayor número de especies se producen en el primer caso, mientras que los más abundantes y pequeños tienen lugar al considerar el hábitat globalmente. Por zonas estructurales, la situación es intermedia. Este hecho no hace sino confirmar el papel que juegan las zonas estructurales del hábitat como principal elemento estructurador de la comunidad en contraposición al débil significado de la altura por sí misma, tal como ya vimos en un apartado anterior a través de otra línea de razonamientos.

Además de las cifras individuales que hemos visto, es importante considerar la distribución de frecuencias que ofrecen los tamaños de los gremios. En la Figura 54 presentamos estas distribuciones, englobando en cada una los datos de todo el ciclo anual. Se observa que los gremios más frecuentes son los constituidos por una sola especie, disminuyendo rápidamente las frecuencias a medida que aumenta el tamaño de los gremios. Las diferencias en cuanto a perfil y pendiente entre las gráficas referidas a alturas, zonas y global son explicables en términos similares a los que acabamos de exponer en el párrafo anterior.

Desde un punto de vista teórico, es interesante comprobar si las distribuciones de tamaños de gremios observadas obedecen simplemente a un proceso aleatorio o si, por el contrario, reflejan una situación en la que se favorecen gremios de un determinado tamaño frente a los restantes. En este último caso, obtendríamos evidencia en favor del concepto de gremio como el de una unidad competitiva elemental cuya aparición responde a razones distintas de la simple coincidencia aleatoria de especies en la utilización de ciertos sectores del hábitat. Incluso si cada especie explota el hábitat con absoluta independencia de las demás, cabe también esperar que aparezcan gremios al analizar las matrices de solapación, aunque sólo sea por la simple coincidencia fortuita de especies sobre las mismas partes del hábitat. Un modo de comprobar si nuestros resultados reflejan sólo este tipo de fenómeno es comparar cada una

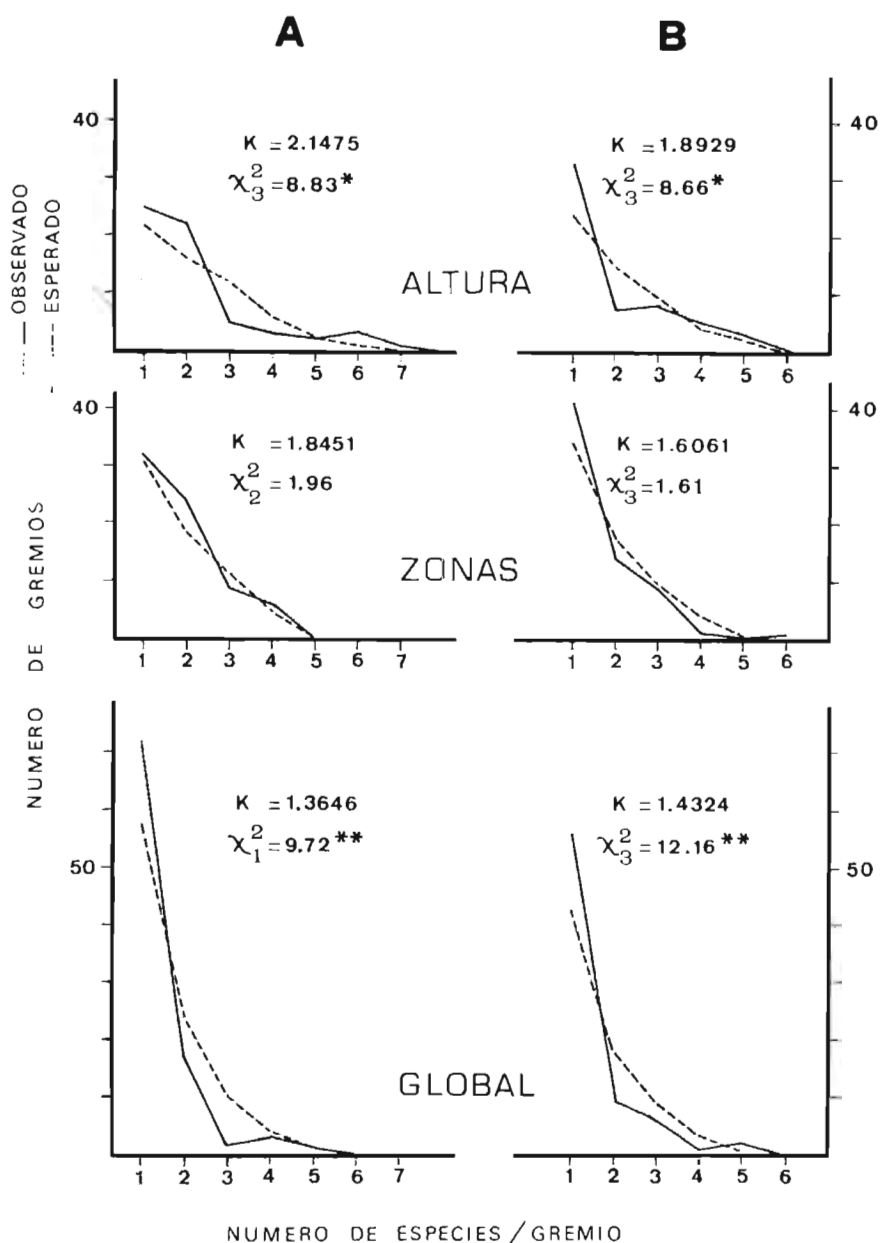


Figura 54.— Distribuciones de frecuencias del tamaño de los gremios resultantes en el análisis factorial de las matrices de solapación. Se presentan juntas en cada figura la distribución observada y la esperada según una distribución de Poisson, ajustada mediante el parámetro estimado k . La calidad del ajuste entre ambas se ha verificado mediante chi-cuadrado (el subíndice expresa los grados de libertad). *, $p < 0.05$. **, $p < 0.01$.

de las distribuciones observadas con las respectivas esperadas según una distribución de Poisson en la cual su parámetro k (media-varianza) ha sido estimado a partir de la distribución de frecuencias observada. En la Fig. 54 se ofrecen juntas las distribuciones observadas y esperadas, apreciándose diferencias consistentes entre ambas. Estas diferencias son estadísticamente significativas en cuatro de los seis casos, siendo los dos restantes los correspondientes al caso de considerar el hábitat por zonas (Fig. 54).

El desacuerdo más importante entre las distribuciones observadas y esperadas consiste en que los gremios de pequeño tamaño (1-2 especies) son en la práctica más frecuentes de lo esperado, mientras que los de mayor tamaño son más escasos. Esta tendencia se observa en los seis casos que se representan en la Fig. 54, incluido los dos en que la diferencia observado-esperado no alcanza la significación estadística. Una aparente anomalía tiene lugar entre los gremios mayores (5-7 especies), que contra lo que cabría esperar son más abundantes de lo predicho por la distribución de Poisson. Este hecho es el resultado de la presencia de algunos grandes gremios durante los meses de primavera-verano (Tablas 30, 31), formados como señalamos arriba por las numerosas especies que durante esa época explotan exclusivamente el suelo. Prescindiendo de esta irregularidad, resulta patente que en la estructura de la comunidad tienden a producirse gremios de tamaño mínimo, o en otras palabras, es relativamente raro que más de dos especies utilicen el hábitat de modo similar, favoreciéndose aparentemente las situaciones en las cuales sólo 1-2 especies siguen la misma pauta de explotación frente a aquéllas de mayor concurrencia de especies sobre sectores similares del hábitat. Esto viene a demostrar que el predominio observado de los gremios pequeños no es sólo el resultado de una estructura aleatoria en las matrices de solapación, sino que ha sido promovido de algún modo en el proceso evolutivo que ha configurado nuestras comunidades como alternativa para reducir la competencia interespecífica.

c) Influencia de los gremios sobre las condiciones de estabilidad.

Hemos visto hasta aquí que la comunidad está efectivamente estructurada en forma de gremios de especies, que estos no se forman al azar y que tienden a ser más frecuentes de lo esperado los de pequeño tamaño. Esto, aparte de sugerirnos que en la evolución de la comunidad los gremios parecen tener un significado real, no nos dice nada acerca de la influencia que dicha estructura observada pueda tener sobre las condiciones de estabilidad de la comunidad y sobre la optimización de determinados parámetros. Para explorar estos aspectos vamos a hacer uso en este apartado de dos elementos distintos. Por un lado, vamos a contar con resultados reales observados en nuestras comunidades que pueden ser atribuidos razonablemente a la existencia de gremios. Por

otro, manejamos determinados parámetros para simular con el ordenador situaciones hipotéticas que confrontar con los resultados reales y verificar o rechazar nuestras hipótesis.

Como paso previo, procederemos primero a demostrar que la existencia de gremios en el seno de las matrices de solapación se traduce de modo inmediato en una asimetría negativa de la distribución de frecuencias de los valores a_{ij} y que la magnitud de esta asimetría es función tanto del número de gremios como de las diferencias de tamaño entre los mismos. Esta demostración, además de servirnos para explicar algunos resultados vistos con anterioridad (cf. Fig. 45), nos será útil para el planteamiento y comprensión de lo que seguirá después.

Supongamos para simplificar que en una comunidad sólo se puedan dar dos tipos de interacción biespecífica; a_{ij} sólo puede adquirir los valores cero o uno. Restrinjamos aún más el esquema imponiendo la condición de que las interacciones nulas ($a_{ij} = 0$) se produzcan entre especies pertenecientes a distintos gremios y las no nulas ($a_{ij} = 1$) entre aquéllas que forman parte del mismo gremio. Estas suposiciones no hacen ninguna alteración sustancial a la teoría, simplemente convierten la situación interactiva en un conjunto de fenómenos elementales cualitativos (ver p. ej. GARDNER y ASHBY 1970 para un enfoque similar). En el caso anterior es fácil simular comunidades compuestas por distinto número de especies y crear en cada una un número variable de gremios, fijado el cual distribuiremos las especies entre los mismos de todas las maneras posibles. A continuación calcularemos el porcentaje de interacciones nulas y no nulas que se producirán en la matriz de interacción resultante según las suposiciones iniciales antes expuestas. La variedad en tamaño de los gremios podemos medirla simplemente mediante la desviación típica del número de especies por gremio (en adelante, D.T.).

Veamos un ejemplo simple, el constituido por una comunidad de 5 especies. Podemos crear situaciones con 2, 3 y 4 gremios. Las de 1 y 5 las ignoramos por triviales. En cada situación son posibles diversas distribuciones de especies entre los gremios. Por ejemplo, en el caso de dos gremios podemos tener grupos formados por 1 y 4 especies o por 2 y 3 especies. De igual modo obtendremos todos los grupos posibles para las situaciones con 3 y 4 gremios. Formados estos, calculamos D.T. para cada conjunto de gremios y el número de interacciones nulas y no nulas, que expresaremos finalmente como porcentaje de elementos nulos en la matriz resultante. Esta cifra la emplearemos como una medida intuitiva del grado de asimetría negativa de la distribución.

Fueron llevadas a cabo dos simulaciones del tipo anterior, para comunidades compuestas de 10 y 15 especies respectivamente, valores entre los que habitualmente se encuentran nuestras comunidades. El número de gremios por comunidad varió entre 2 y 10. Los resultados se presentan gráficamente en la

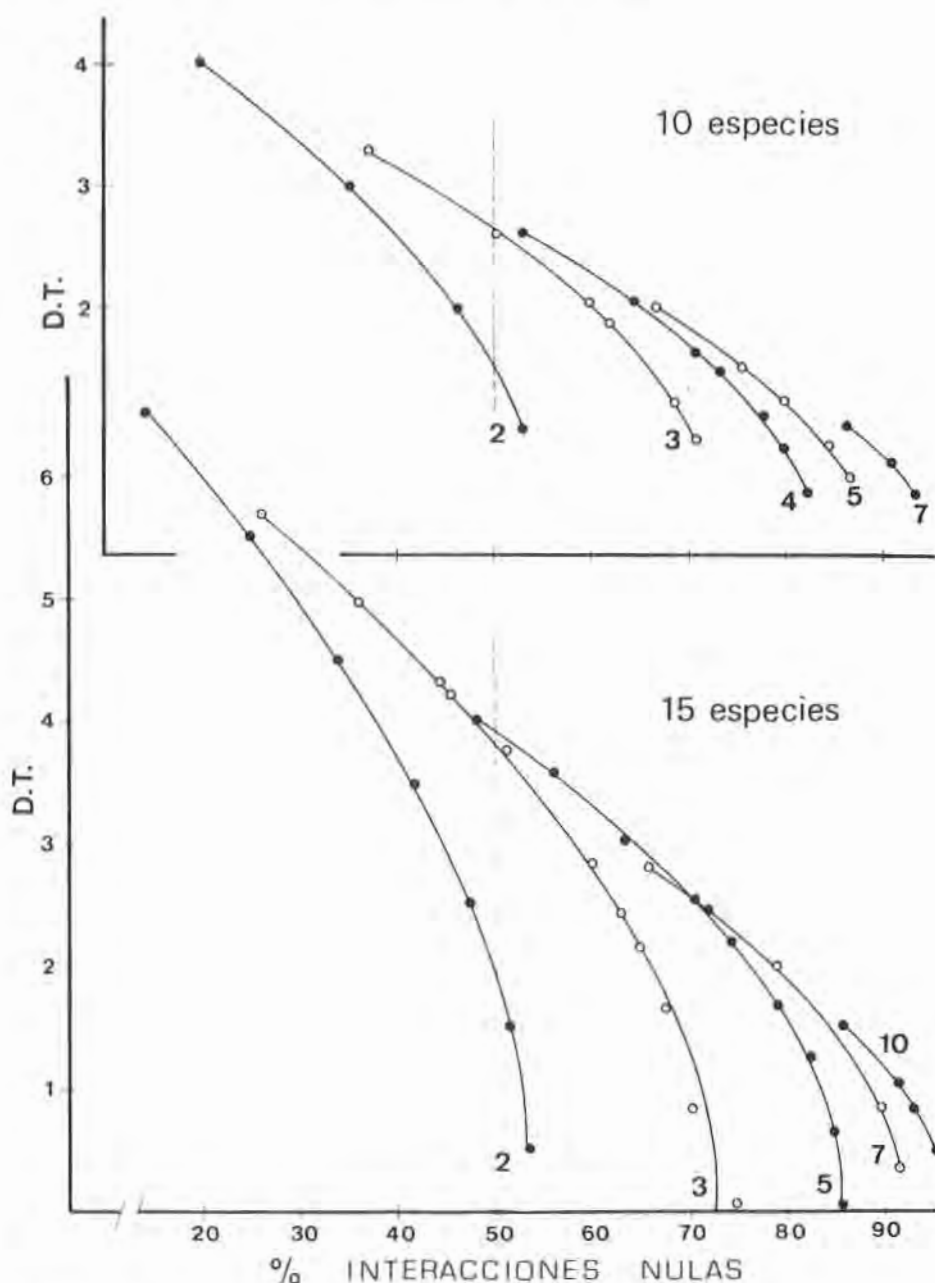


Figura 55.— Resultados de la simulación de gremios específicos que se describe en detalle en el texto. D.T., desviación típica del número de especies por gremio. La cifra junto a cada curva indica el número de gremios creados en cada caso. La línea vertical de trazos separa las regiones con asimetría positiva (izquierda) y negativa (derecha).

Figura 55. Para un número de especies dado, el porcentaje de interacciones nulas aumenta continuamente al incrementarse el número de gremios y, aunque en menor grado, al ser estos de tamaño más similar (menor D.T). Esta influencia de D.T. es apreciable sobre todo cuando el número de gremios es pequeño, disminuyendo mucho al aumentar éste. La máxima asimetría negativa de las distribuciones de frecuencias de a_{ij} se producirá con los gremios más pequeños posibles, lo cual trae consigo el que estos sean lo más iguales entre sí. La mayor asimetría se traducirá también lógicamente en un menor valor medio de todos los a_{ij} : para un número de especies dado, el empaquetamiento medio disminuye al aumentar el número de gremios.

Es importante señalar también que el modelo predice la posibilidad de situaciones con asimetría positiva, es decir, con predominio de las interacciones no nulas. Esto tiene lugar en las regiones del plano situadas a la izquierda de la línea de trazos que marca el 50 % (Fig. 55), la cual señala la división entre regiones de asimetría positiva (izquierda) y negativa (derecha). Ello indica que cuando el número de gremios es demasiado pequeño (cada gremio contiene muchas especies) predominan en la distribución de a_{ij} los valores no nulos.

A pesar del carácter cualitativo que hemos otorgado a los coeficientes a_{ij} en la formulación del modelo, éste predice con aceptable exactitud. Observando los datos que se recogen en las Tablas 30 y 31 (constitución en gremios) y en la Fig. 45 (distribución de a_{ij}), podemos intentar verificar la capacidad predictiva del modelo. En promedio, la comunidad de la parcela A está compuesta mensualmente por 10,9 especies que se distribuyen para formar una media de 5 a 8 gremios por mes (según se trate de alturas, zonas o global). Para estos datos iniciales, la gráfica correspondiente a 10 especies (Fig. 55) prevee un porcentaje de a_{ij} nulos comprendido entre 67 y 95 %. Si convenimos en asignar, aunque sea un poco arbitrariamente, los valores reales de a_{ij} inferiores a 0,5 a la categoría de "nulos" y los superiores a 0,5 a "no nulos", los porcentajes efectivamente observados de elementos "nulos" (Fig. 45) son 58, 75 y 80 % (alturas, zonas y global respectivamente). Esta coincidencia con las predicciones del modelo es realmente aceptable si tenemos en cuenta sus simples bases.

Los anteriores resultados sugieren que un método indirecto para averiguar con relativa facilidad el esquema estructural de una comunidad puede ser simplemente el análisis de la distribución de frecuencias de los valores a_{ij} . El signo y valor absoluto de su asimetría pueden informarnos acerca del grado de subdivisión interna en bloques de especies o gremios sin necesidad de efectuar un análisis factorial o una clasificación de la matriz de solapación. Distribuciones de frecuencias con fuerte asimetría negativa del tipo de las que hemos encontrado en nuestras comunidades de Passeriformes (Fig. 45), en la superposición alimenticia de las Strigiformes de la Península Ibérica (HERRERA e

HIRALDO 1976) o en la coincidencia en el uso del hábitat en una comunidad californiana de roedores (MESERVE 1976), reflejan una acentuada subdivisión de la matriz de solapación en numerosas submatrices de pequeño tamaño. Ello es reflejo de una estructura discreta y diversificada de dichas comunidades, con raras coincidencias multiespecíficas sobre las mismas porciones del gradiente de recursos que se considere.

Pasemos ahora a tratar el punto principal en relación con las condiciones de estabilidad de la comunidad. Este es la consideración del autovalor mínimo de la matriz de solapación. El sistema interactivo pluriespecífico descrito por una matriz de comunidad (elementos α_{ij} , coeficientes de competencia) es estable en un entorno cuando la parte real del autovalor mínimo de dicha matriz es negativo (MAY y MACARTHUR 1972, MAY 1973, 1974). Como ya indicamos en la introducción, no es estrictamente correcto hacer una analogía entre matriz de comunidad y de solapación, aunque aquí adoptaremos esta alternativa siguiendo la línea de distintos autores (p. ej. RICHARDSON y SMOUSE 1975 en el estudio de los autovalores de matrices de solapación en hábitat). Al aplicar el anterior criterio de estabilidad a matrices de solapación hemos de invertirlo, ya que los α_{ij} son negativos mientras que los a_{ij} son positivos. En este caso, el criterio de estabilidad sería que la parte real del autovalor mínimo ha de ser positiva.

Con la intención de estudiar los efectos de la estructura matricial en bloques discretos diseñamos un esquema de simulación de matrices de solapación aleatorias (simétricas con los elementos de la diagonal principal iguales a la unidad) en el cual manipulábamos el orden de la matriz, la solapación media y la asimetría de las distribuciones de sus elementos a_{ij} , a la vez que obteníamos el autovalor mínimo de cada matriz obtenida. Interesa especificar el modo como fueron escogidos los números aleatorios con que se construyeron las matrices simuladas. Estos fueron inicialmente obtenidos de una distribución uniforme 0-1 mediante una subrutina basada en el método de las congruencias y posteriormente sometidos a una transformación exponencial, con objeto de hacer asimétricas las distribuciones y simultáneamente alterar su media. Sólo fueron ensayadas distribuciones con asimetría negativa, que se consiguieron mediante la transformación

$$x'_i = \frac{(2^n)x_i - 1}{2^n - 1}$$

donde x_i es el número aleatorio inicialmente obtenido y x'_i es su transformado, el único que sería utilizado después. n varió desde 1 hasta 15, produciendo de este modo desde distribuciones prácticamente uniformes ($n = 1$) hasta

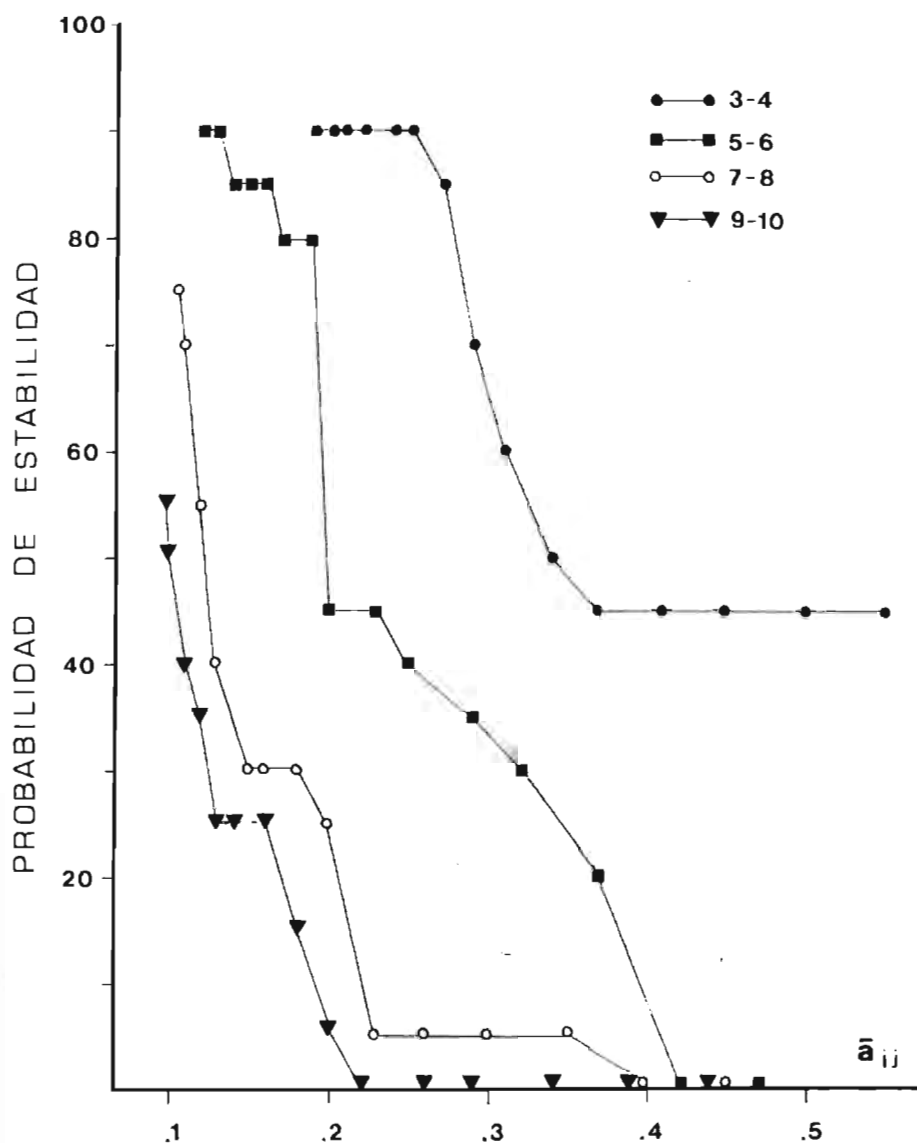


Figura 56.— Resultado de la simulación de matrices de solapación aleatorias. La probabilidad de estabilidad fue estimada calculando el porcentaje de matrices individualmente estables. \bar{a}_{ij} , media de los elementos de la matriz (excepto diagonal principal). Cada gráfica recoge los resultados para un tamaño dado de matriz y cada punto se refiere a 20 matrices.

distribuciones exageradamente asimétricas ($n = 15$). Con la transformación anterior la distribución de x_i^j queda comprendida entre 0 y 1.

Otro aspecto que es importante hacer notar es que las matrices nunca fueron estructuradas en bloques, sino que se trató en todos los casos de matrices aleatorias en las que la única manipulación de sus elementos consistió en alterar su distribución de frecuencias mediante la transformación antes descrita.

El número de especies (orden de la matriz) varió desde tres hasta diez y se crearon diez matrices para cada uno de los tamaños anteriores. Este esquema fué repetido 15 veces ($n = 1, 15$), lo cual arrojó finalmente un total de 1200 matrices simuladas.

En la Figura 56 presentamos la parte de los resultados que nos interesa en el contexto de la presente exposición. La probabilidad de estabilidad se estimó calculando el porcentaje del total de matrices obtenidas que en cada caso tenían su autovalor mínimo mayor que cero. Hemos agrupado los resultados en función del orden de las matrices. Para un tamaño de matriz dado, la probabilidad de estabilidad del sistema es alta hasta un cierto nivel crítico de interacción media (a_{ij}), más allá del cual el conjunto simulado se vuelve rápidamente inestable. El umbral crítico para la estabilidad varía según el tamaño de la comunidad (orden de la matriz), siendo tanto más bajo cuanto mayor sea este último. En comunidades pequeñas (3-4 especies) el sistema es prácticamente estable hasta valores de a_{ij} situados alrededor de 0,3, mientras que para comunidades de 9-10 especies el umbral se alcanza para una interacción media de aproximadamente 0,1. Estos resultados coinciden muy estrechamente con los de GARDNER y ASHBY (1970, ver su fig. 1), a pesar de que nosotros hemos considerado interacciones cuantificadas en lugar de su sistema simple cualitativo (0-1, nulas-no nulas).

Al igual que en los resultados de dichos autores, la situación prevista por las matrices aleatorias no coincide con la realidad observada al estudiar comunidades reales, ya que habitualmente estas últimas poseen un número de especies lo suficientemente elevado como para hacer imposible su estabilidad de acuerdo con los pronósticos derivados de nuestra simulación y la de GARDNER y ASHBY (1970). Podría argumentársenos que tal vez el criterio de estabilidad teórico no se cumple en la práctica y las matrices de solapación reales poseen autovalores negativos. A continuación demostraremos que no es así, sino que las matrices observadas obedecen efectivamente al criterio teórico de estabilidad.

Fué calculado su autovalor mínimo para las 69 matrices de solapación que hemos venido manejando reiteradamente en el presente capítulo. En la Fig. 57 representamos gráficamente los resultados en un sistema de coordenadas lo más parecido posible al que hemos empleado para expresar los resultados de la simulación (Fig. 56), aunque en este caso se ha usado el valor observado del autovalor mínimo en lugar de probabilidad de estabilidad. Ello no introduce

sin embargo ninguna diferencia sustancial. Tres puntos resultan bien patentes en la mencionada gráfica:

- Los autovalores mínimos de todas las matrices de solapación observadas son iguales o mayores que cero. Los casos con autovalores nulos son más bien artefactos derivados del hecho de que dos o tres filas en la matriz (explotadores exclusivos del suelo) muestran idénticos valores de a_{ij} , forzando de este modo la anulación de uno o dos autovalores. Ignorando estos casos, podemos concluir que en las matrices reales observadas se cumple el criterio teórico de estabilidad.
- Al aumentar el número de especies (orden de la matriz), el autovalor mínimo disminuye apreciablemente, acercándose al umbral crítico para la estabilidad (autovalor nulo).
- Al aumentar la superposición media (\bar{a}_{ij}), los autovalores mínimos disminuyen también, acercándose al límite de la estabilidad que supone el valor nulo.

Estos puntos revelan que en sus aspectos cualitativos la realidad observada coincide plenamente con las previsiones del modelo visto arriba: la magnitud del autovalor mínimo y por tanto las condiciones de estabilidad, dependen a la vez del orden de la matriz y del grado de interacción media que ésta refleja. Comunidades cuyas pocas especies interaccionan pobremente entre sí tienen muchas más posibilidades de ser estables que conjuntos pluriespecíficos amplios con elevadas interacciones entre sus componentes. No existe por el contrario un acuerdo en aspectos detallados: para interacciones y número de especies tales como las observadas en la realidad y recogidas en la Fig. 57, la simulación pronostica sistemas inestables con autovalores que son negativos la mayoría de las veces (Fig. 56), mientras que en la práctica matrices de estas características tienen autovalores mínimos positivos.

Esta importante discrepancia debe ser atribuida a la existencia de submatrices en el seno de las matrices reales, originadas por la estructura en gremios de la comunidad, ya que éste es el único aspecto de la realidad observada que no hemos recogido en el esquema de simulación. La única diferencia existente entre las matrices reales y las simuladas consiste precisamente en la presencia o ausencia, respectivamente, de bloques estructurados de especies. Es razonable por tanto admitir que la existencia de gremios afecta a las condiciones de estabilidad de la comunidad, tal como demostró MAY (1972) en un terreno puramente matemático. Este hecho queda demostrado en parte observando la estrecha relación existente entre la magnitud del autovalor mínimo y el número medio de especies por gremio (Fig. 58). La correlación entre ambas variables es negativa y altamente significativa ($r = -0,4674$, $t = 4,328$, $n = 69$, $p < 0,001$), revelando que a medida que aumenta el número medio de especies por gremio el autovalor mínimo disminuye y se aproxima a cero. Sor-

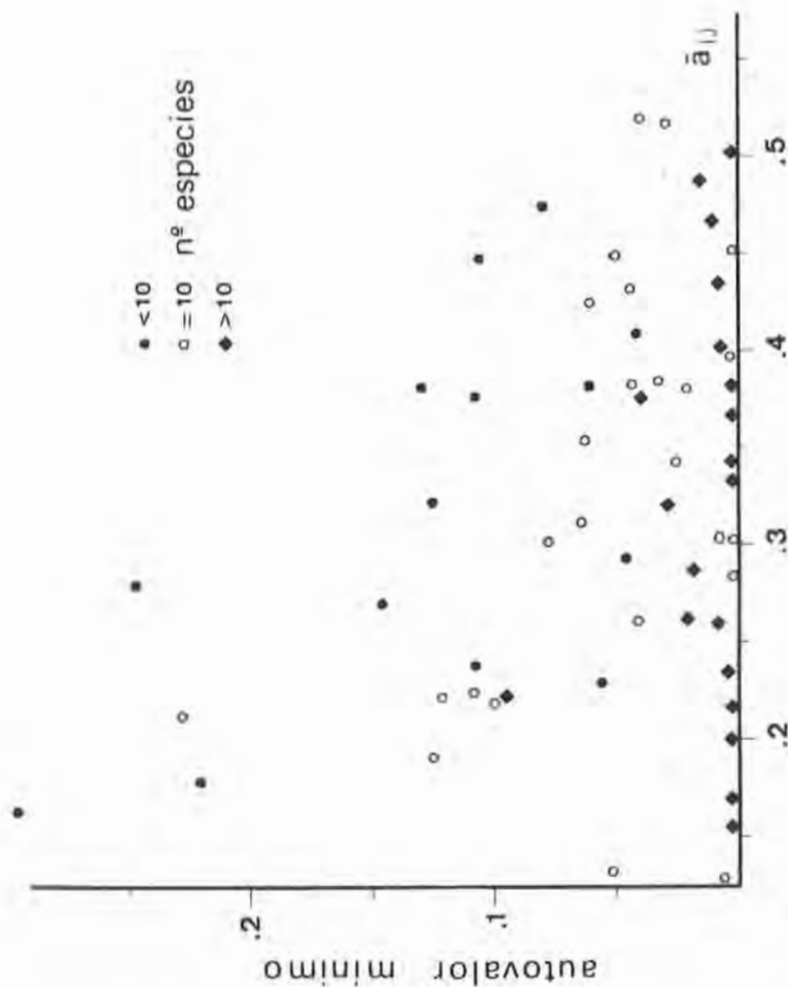


Figura 57.— Autovalores mínimos de las 69 matrices de solapación que hemos venido manejando a lo largo del capítulo. \bar{a}_{ij} , media de los elementos de cada matriz. Se presentan con símbolos diferentes los datos referidos a matrices de distinto tamaño.

prendentemente, la anulación del autovalor parece tener lugar para gremios constituidos en promedio por 2 especies aproximadamente (Fig. 58). Esto parece indicar que la comunidad dejará de ser estable cuando, por término medio, existan más de dos especies explotando el hábitat de un modo similar. Ello nos lleva inmediatamente a recordar resultados anteriores por los que vimos que en la comunidad los gremios de 1-2 especies tendían a ser más frecuentes de lo esperado. También demostramos no hace mucho que la asimetría negativa de las distribuciones de a_{ij} y el predominio de los valores bajos de a_{ij} era tanto mayor cuanto menor y más similares fuesen los gremios.

Considerando simultáneamente todos los elementos anteriores, podemos afirmar que las comunidades que hemos estudiado tienden a estructurarse permanentemente a lo largo del año de un modo bastante saturado, aproximándose en todos los casos al límite de estabilidad. Este límite de estabilidad (autovalor mínimo nulo) parece venir fijado indirectamente por el número medio de especies que contienen los gremios, el cual está situado alrededor de dos; la comunidad tiende a estructurarse internamente de tal modo que son favorecidos los gremios pequeños (1-2 especies) y numerosos, lo cual origina distribuciones de frecuencias de los valores individuales de solapación muy sesgadas hacia la derecha, en las cuales predominan las interacciones casi nulas. Mediante este procedimiento divisivo, la comunidad consigue satisfacer en la práctica el criterio de estabilidad teórico, aun cuando su elevado número de especies y la interacción media observados harían esperar que este criterio no fuese satisfecho si la comunidad fuese internamente homogénea y aleatoria en cuanto a las interacciones que se desarrollan en su interior. La constitución en gremios permite por tanto a la comunidad albergar un número de especies mucho mayor que si fuese homogénea, sin transgredir por ello el límite de estabilidad. Es importante volver a señalar que en el caso particular de nuestras comunidades se aprecia una efectiva optimización estructural, la cual se traduce en una compresión de los puntos de la Fig. 58 contra el eje horizontal y en el predominio relativo de los gremios pequeños.

Lógicamente, el grado de empaquetamiento en gremios de las especies para formar la comunidad dependerá de la variedad y abundancia de recursos disponibles (ver MACARTHUR 1970 para una demostración analítica de las relaciones entre empaquetamiento y productividad); en nuestro caso concreto dependerá de la estructura física del hábitat, la cual condiciona los posibles modos de explotación. Cabe esperar por ello que en otras comunidades la distribución de puntos en el plano autovalor mínimo-especies/gremio no sea semejante a la que hemos obtenido para las nuestras. La forma de la distribución y su posición relativa respecto al eje horizontal deben ser función de la complejidad del hábitat, en el caso de que estudiemos utilización del espacio. Ello trae consigo el postular que el tamaño medio de gremio que constituya el um-

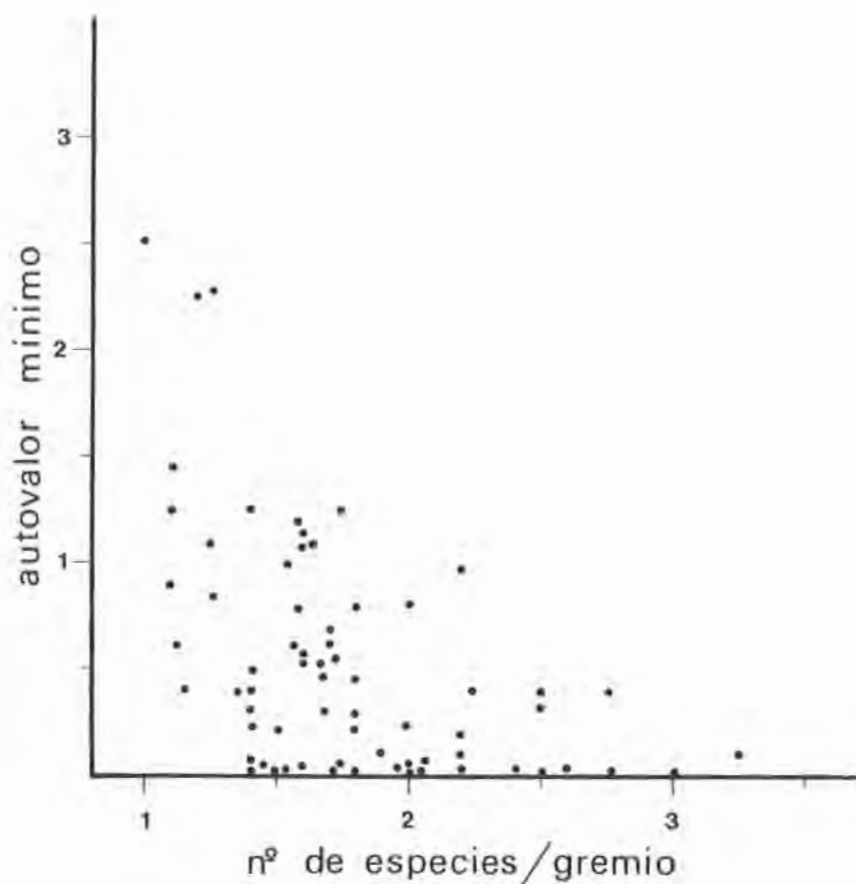


Figura 58.— Relación entre el autovalor mínimo de la matriz de solapación y el número medio de especies por gremio. Se representan los datos de las 69 matrices que hemos venido estudiando, referidas a solapación en altura, zonas y global.

bral de estabilidad debe ser tanto más alto cuanto mayor sea la disponibilidad física de espacio explotable, estando las distribuciones de puntos más a la derecha cuanto mayores sean estas disponibilidades. Comunidades en hábitats complejos y productivos deberán su elevada diversidad específica tanto a la posibilidad de aparición de nuevos gremios como al hecho de que estos puedan ser mayores en promedio. Esta afirmación puede ser apoyada en cierto modo por nuestros propios resultados.

La diversidad de nuestras comunidades es máxima durante primavera y verano (Fig. 29). Durante este período la comunidad no tiene mayor número de gremios que durante el resto del año, ya que la estructura del hábitat no ha cambiado, pero estos contienen cada uno en promedio mayor número de especies y el gremio mayor de cada mes es también más extenso (Tablas 30 y 31). Esto se explica porque las disponibilidades alimenticias del hábitat son mayores durante esa época, sobre todo en el suelo (semillas e insectos, ver capítulos anteriores), precisamente el elemento del hábitat que origina los gremios más numerosos en esa época, responsables del elevado promedio de especies/gremio.

Aparte de favorecer las condiciones de estabilidad global a nivel de comunidad, la estructura discontinua de ésta puede obedecer también a una estrategia por parte de las especies individuales. Mediante la subdivisión en bloques, cada especie ve disminuida la posibilidad de una fuerte competencia difusa ("diffuse competition", MACARTHUR 1972, PLANKA 1974b), la cual se produciría sin duda en el caso de una estructuración homogénea de la comunidad. Las interacciones en las que participe una especie dada se hacen mucho más restringidas y son de naturaleza más direccional, concretándose en unas pocas especies (los otros miembros del gremio), con las que tal vez sea más fácil, por su pequeño número, desarrollar evolutivamente unos mecanismos de coexistencia.

El proceso evolutivo de formación de gremios de especies ha debido ser favorecido por el carácter discreto del hábitat. La naturaleza discontinua de los volúmenes de vegetación que constituyen el sustrato esencial para las comunidades de vertebrados, ha propiciado la acumulación de especies en determinados sectores del gradiente multidimensional, basada en una progresiva radiación adaptativa de las especies destinada a explotar unas fases del mosaico con más rendimiento que otras (ver p. ej. HUTCHINSON 1968, MORSE 1975). En dimensiones del nicho que sean de naturaleza continua (p. ej., tamaño de presas) cabe predecir que no existan gremios de especies, ya que no existirán en las mismas los necesarios segmentos diferenciados para actuar como "núcleos de condensación" y acumular sobre sí especies. Ante esta situación podemos esperar que si un grupo de especies ha de segregarse exclusivamente sobre una dimensión continua en la que los gremios no son posibles, el número

de especies coexistentes será bajo. Desde otro punto de vista, podría esperarse también que el reparto de recursos en comunidades habrá de efectuarse mayoritariamente sobre dimensiones discretas y sólo raramente sobre dimensiones continuas. Esta predicción se cumple efectivamente en la realidad y en la revisión que lleva a cabo SCHOENER (1974 b) de los elementos que contribuyen a segregar las especies en el seno de las comunidades, aparecen como elementos más frecuentes hábitat y microhábitat, dos dimensiones discretas.

Para terminar, conviene hacer algunos comentarios sobre la acepción con la que hemos utilizado el término gremio. Habitualmente, los autores que han empleado el concepto de "guild" lo han hecho para referirse a grupos de especies relativamente amplios (ROOT 1967, WILLSON 1974, CODY 1974, entre otros), mientras que nosotros lo hemos aplicado a grupos más pequeños delimitados a un nivel más fino. La conexión que hemos querido establecer entre las condiciones teóricas de estabilidad global y la constitución en bloques de la comunidad nos ha obligado a emplear un método analítico objetivo para determinar los gremios. El resultado ha sido que los gremios obtenidos, trabajando a una "resolución" alta, han sido de pequeño tamaño. Creemos que este hecho no tiene demasiada trascendencia y es sólo una cuestión de escalas y de nomenclatura. A distintos niveles de resolución los grupos obtenidos serán de distinto tamaño, pero la evidencia en favor de una estructura comunitaria heterogénea será igualmente válida. En cualquier caso, la delimitación de los grupos por métodos objetivos nos parece un avance en el estudio estructural de las comunidades.

LA COMUNIDAD DE PASSERIFORMES. III. RESUMEN Y DISCUSION GENERAL

A lo largo de los capítulos precedentes hemos intentado conjugar simultáneamente en la exposición tres niveles de integración diferentes. Basándonos en el simple pretexto que para nosotros debe suponer el estudio de unos encinares concretos, hemos intentado en repetidas ocasiones insertar dentro de un contexto geográfico mucho más amplio los resultados locales obtenidos, para así comprender mejor nuestro sistema concreto por comparación con otros sometidos a condiciones diferentes. Mucha información numérica descriptiva que hemos reunido acerca de los pájaros del encinar no tiene ningún valor por sí misma y sólo lo adquiere si somos capaces de compararla con resultados referidos a otras regiones geográficas. En el proceso anterior, surgen a menudo fáciles derivaciones del razonamiento que, a partir de los datos locales o las comparaciones a elevada escala geográfica, nos llevan a establecer conclusiones que son aplicables no sólo a nuestro encinar y nuestro continente, sino a sistemas ecológicos mucho más generales.

A través de este escalonamiento sucesivo, creemos haber hecho mucho más útil el estudio del encinar, porque con motivo del mismo hemos abordado problemas ecológicos de interés más general. En el presente capítulo hacemos explícito este planteamiento y separamos en la exposición los tres niveles de integración antes mencionados, aunque reconocemos que esta segregación esquemática tiene mucho de arbitraria y forzada, haciéndose difícil mantenerla en ocasiones.

En la discusión general que sigue sólo consideraremos aquellos aspectos de los resultados que son necesarios para obtener una visión sintética general de la comunidad de Passeriformes y su dinámica estacional. Dejamos intencionalmente al margen otros muchos puntos, quizás igualmente importantes, pero cuyo interés es más particular, ya que generalmente los hemos ido discutiendo por separado en el lugar correspondiente de la exposición de resultados.

1.— *La evolución estacional de los Passeriformes del encinar.*

El concepto de comunidad es ciertamente algo artificial y carecemos de una definición clara y objetiva del mismo. Su elasticidad hace de él más bien un instrumento de conveniencia que una entidad real. El concepto que tiene MACARTHUR (1971, p.190) de una comunidad nos habla bien de ello: "... un grupo de organismos que viven actualmente cerca unos de otros y sobre los cuales es interesante hablar". Para comprender el curso estacional de la comunidad de Passeriformes del encinar es importante simplificar el problema y considerarla compuesta al menos por dos comunidades básicas e independientes.

Desde el punto de vista de la explotación a que está sometido, el encinar está formado por dos sectores muy bien diferenciados: suelo y vegetación arbórea. En este aspecto la comunidad responde plenamente a una realidad estructural del hábitat. Cada uno de estos núcleos tiene asociado un grupo característico de especies, existiendo escasas interconexiones entre ambos. Sólo unas pocas especies utilizan simultáneamente las dos subunidades anteriores con fines alimenticios (*P. collybita* en invierno, *F. coelebs* en primavera, *P. major* la mayor parte del año). La evolución estacional de cada sub-comunidad difiere marcadamente en lo que respecta al grado de estacionalidad mostrado.

La subcomunidad arbórea se caracteriza por ser la que contiene siempre mayor número de especies e individuos y ser también la que muestra mayor estabilidad estacional en su composición, abundancia y distribución de la intensidad global de utilización sobre las distintas zonas del árbol. Los factores de carga de éstas últimas se mostraron como los más estables a lo largo de todo el año, lo cual refleja también el hecho que la gran mayoría de las especies constantes estén asociadas precisamente al sector arbóreo.

El caso de la subcomunidad que explota el suelo es diametralmente opuesto al anterior. A lo largo del año, las especies que dependen del suelo experimentan importantes oscilaciones en su número y abundancia, y los factores de carga relativos obtenidos para la utilización de ese estrato sufren importantes fluctuaciones estacionales. Pocas especies constantes dependen exclusivamente del suelo (sólo *T. merula* y los dos Aláudidos), aunque hay un número importante de especies temporales que forman parte de la comunidad durante ciertos períodos favorables y emplean sólo el suelo. Además de ellas, otras especies temporales o constantes usan el suelo esporádicamente, pero sin abandonar el empleo de los árboles (*P. collybita*, *P. major*).

Lo anterior revela que la comunidad del encinar está efectivamente formada por dos subcomunidades de distintas características, sobre todo en lo que concierne a las condiciones de permanencia estacional. La evolución global observada al tratar todas las especies conjuntamente es el resultado de la su-

perposición de dos tendencias de variación diferentes. Veamos ahora separadamente las relaciones entre la estabilidad mostrada por cada una de estas subcomunidades y la del sector del hábitat que ocupan.

En el caso del suelo del encinar, hemos cuantificado sus dos aspectos más importantes para las aves (evolución del estrato herbáceo y poblaciones asociadas de artrópodos) y demostrado la fuerte estacionalidad que sufre. Como en todas las áreas mediterráneas, la producción primaria del estrato herbáceo está íntimamente ligada a las disponibilidades hídricas y restringida por ello a un breve período dentro del ciclo anual que coincide aproximadamente con la época de lluvias. Esto acarrea subsidiariamente una concentración muy marcada en la producción anual de semillas, la cual se produce en las semanas inmediatamente precedentes al comienzo de la sequía estival. Las poblaciones de insectos relacionadas con el suelo dependen de la evolución de la hierba y de la misma humedad del suelo, alcanzando un máximo de abundancia muy marcado durante el período favorable primaveral y manteniéndose en niveles más bien bajos durante todo el período de sequía. Por último, la accesibilidad de presas subterráneas para especies como los *Turdus* spp. depende en gran parte de la dureza del suelo, la cual es muy grande durante toda la estación seca. El tamaño de los insectos disponibles en el suelo sufre también importantes variaciones, ya que durante las primeras fases de la estación de lluvias predominan los tamaños muy pequeños que tal vez no puedan ser explotados eficientemente por algunas especies.

El resultado de todo lo anterior es que numerosas especies de Passeriformes explotan el suelo durante la primavera, cuando semillas e insectos se encuentran en su máximo anual, disminuyendo luego la utilización de dicho estrato a medida que las condiciones van tornándose cada vez más adversas (dureza de la tierra, escasez de insectos y, probablemente, cierto agotamiento de las abundantes disponibilidades de semillas). Esto puede apreciarse en distintos aspectos de nuestros resultados, como por ejemplo en la evolución estacional seguida por los factores de carga del suelo o en la diversidad del gremio de explotadores de este sustrato.

La estrategia seguida por la mayoría de las especies que dependen exclusiva o mayoritariamente del suelo es el abandono de la comunidad en las fases desfavorables (*S. unicolor*, *S. serinus*, *C. carduelis*, *T. viscivorus* y, en gran medida, *F. coelebs*). Otras optan por desplazar su comportamiento alimenticio, aunque esto es apreciable únicamente en *P. major*. Por último, *G. theklae*, *L. arborea* y *T. merula* son las únicas especies que persisten en su empleo exclusivo del suelo durante todo el año.

A la vista de lo anterior, la fuerte estacionalidad que se observa en la subcomunidad del suelo ha de asociarse con la intensa fluctuación que este sustrato experimenta a lo largo del año en cuanto a la abundancia y accesibilidad

del alimento (insectos y semillas). Cuando éstas son grandes, el número de especies en la subcomunidad y su abundancia son también elevadas, pero disminuyen radicalmente cuando el suelo se vuelve un medio improductivo e inhóspito.

Veamos ahora la evolución de la subcomunidad arbórea en relación con la estacionalidad de sus sustratos. En este caso carecemos de datos debidamente cuantificados, pero intentaremos dar una visión cualitativa de las variaciones en disponibilidad de alimento. Como la gran mayoría de las especies implicadas son básicamente insectívoras, nos limitaremos a considerar el ciclo anual de presencia de insectos en las encinas y relacionarlo con las dietas de las especies implicadas.

El comienzo de la actividad vegetativa por parte de la encina (aparición de brotes, floración) que tiene lugar al comienzo de la primavera coincide con la aparición de una importante población de orugas defoliantes, la cual es asequible para los pájaros durante la segunda mitad de marzo, abril y mayo. En este período la totalidad de las especies de la subcomunidad arbórea se alimentan de esas orugas y las utilizan para cebar a sus pollos (CEBALLOS 1969, 1972, Herrera, observ. inéditas). Durante el período estival, los Páridos encuentran disponibles en ramitas y hojas abundantes arácnidos y coleópteros (sobre todo Curculiónidos del género *Brachyderes*), que consumen habitualmente. Las especies trepadoras capturan también en esa época Curculiónidos, pero sobre todo encuentran disponibles en ramas y troncos abundantes Formicoidea arborícolas (*Camponotus*, *Crematogaster*), sobre los que *Sitta* preda con regularidad (CEBALLOS 1969, Herrera, observ. inéditas). Dermápteros del género *Forficula* son abundantes en grietas y resquicios húmedos de la corteza durante todo el verano y las hojas tiernas de la encina mantienen poblaciones de Aphidae. La llegada del otoño coincide con el comienzo de la maduración de la bellota. A partir de octubre y hasta el próximo enero, el consumo de estos frutos centra la actividad de las especies constantes de la subcomunidad arbórea. A excepción de *C. brachydactyla* y *A. caudatus*, todas ellas se alimentan de bellota, complementando su dieta con estados dormantes o inactivos de muchos insectos. El carácter perennifolio de la encina es un factor importante, ya que hace posible la existencia de artrópodos activos durante el invierno (coleópteros sobre todo). Las larvas de *Balaninus* y *Carpocapsa* están disponibles en el suelo cuando abandonan las bellotas atacadas.

La sucesión "orugas-artrópodos activos-bellota/art. inactivos" demuestra que la encina presenta a lo largo del año una cierta uniformidad en las disponibilidades alimenticias para las especies constantes de la subcomunidad arbórea.

Para sobrevivir, éstas sólo han de responder aparentemente a las alteraciones cualitativas en el alimento asequible con desplazamientos en su actividad

cazadora. La complejidad estructural del árbol parece amortiguar los adversos efectos estacionales del clima y mantener unas disponibilidades alimenticias totales relativamente estables (cf. KARR 1976 a), aunque para explotarlas es necesario un apreciable grado de plasticidad en el comportamiento de búsqueda de las distintas especies (MORSE 1971). Esta plasticidad parecen poseerla todas las especies arbóreas constantes, cuyo generalismo ecológico puede inferirse también observando sus amplias áreas geográficas en el continente europeo. El carácter marginal y empobrecido que tienen las comunidades del encinar respecto a las que habitan robledales caducifolios europeos sugiere asimismo que las especies que persisten en ellos son verdaderos generalistas (MORSE 1971, ABLE y NOON 1976). Recordemos aquí también que la mayoría de las especies constantes de vida arbórea muestran algunos cambios estacionales en la distribución de su actividad alimenticia, motivados presumiblemente por alteraciones en el reparto y características del alimento. La plasticidad inherente a las especies arbóreas constantes, unida a la apreciable estabilidad estacional en la disponibilidad total del alimento asociado a la encina, dan lugar a que la subcomunidad arbórea experimente escasos cambios a lo largo de del año en composición, abundancia y diversidad.

Durante primavera y verano, cuando la abundancia de insectos voladores de tamaño medio y grande alcanza su máximo, hacen su aparición en el encinar un pequeño grupo de especies que explotan este recurso de modo temporal (Hirundinidae, que nidifican en construcciones humanas fuera del encinar y cazan en él; Muscicapidae, que nidifican en débil cantidad dentro de sus límites y pasan en migración). Su carácter muy especializado les hace estar presentes en la comunidad sólo durante un período particularmente favorable a su dieta y métodos de caza, abandonándola seguidamente. Considerando este pequeño cúmulo de especies como un tercer subgrupo de la comunidad del encinar, podemos establecer un gradiente de estacionalidades internas en la misma, el cual sería, de mayor a menor, el siguiente: insectívoros de aire libre —explotadores del suelo (insectívoros y granívoros) —explotadores arbóreos (insectívoros). El número de especies e individuos y la diversidad de cada una de estas subcomunidades independientes aumenta a medida que la fluctuación estacional es menor: sustratos sometidos a menor estacionalidad en disponibilidad de alimento mantienen a lo largo del año poblaciones más densas y diversas. Sustratos muy estacionales son en promedio más pobres en especies e individuos.

Estos resultados concuerdan con numerosas predicciones teóricas (WOODWELL y SMITH 1969, MAY 1973) y resultados experimentales (GILPIN et al. 1976, KARR 1976 a, KUSHLAN 1976) que fijan que la estabilidad ambiental tiende a favorecer la diversificación de las comunidades. También llaman la atención sobre el hecho señalado por KARR (1976 a) que varios sub-

conjuntos dentro de una comunidad pueden obedecer a ritmos distintos de estacionalidad, por lo que un análisis global quizás no nos aporte a veces información concluyente.

Considerando la comunidad en conjunto, la evolución estacional de su abundancia total y diversidad específica es resultado de la superposición de dos procesos estacionales más algunos aspectos de detalle que por simplicidad se han omitido. El máximo de abundancia total (en número de individuos y biomasa) tiene lugar de marzo a mayo, época en que la totalidad de las especies se encuentran en plena nidificación y crianza de los pollos. Este período corresponde con la fase de máxima disponibilidad total de artrópodos en el suelo, máxima biomasa herbácea por unidad de superficie, período mayoritario de maduración de semillas y época de grandes disponibilidades de orugas defoliantes en la encina. Existe por tanto una relación muy estrecha entre las disponibilidades totales de alimento y la abundancia total de sus consumidores.

El máximo anual de diversidad específica (medida con H) no coincide con lo anterior, sino que se produce algo después, de junio a agosto, cuando la abundancia de Passeriformes disminuye ya sensiblemente y alcanza (agosto) su cota mínima anual; este descenso en abundancia es resultado sobre todo del éxodo de numerosos individuos de las especies constantes hacia enclaves húmedos con agua disponible que se produce en los meses cálidos. La gran dominancia que ejercían dos especies (*P. caeruleus*, *F. coelebs*) evitaba en primavera que se alcanzaran niveles elevados de diversidad durante ese período óptimo. Al ir abandonando la comunidad durante el verano muchos individuos de estas dos especies, la dominancia disminuye y la diversidad (H) aumenta paralelamente.

Si consideramos el número de especies coexistentes en lugar de la medida de información H , el máximo de abundancia coincide efectivamente con un máximo en número de especies, el cual viene a corresponder también a la época en la que todos los sectores del hábitat están siendo explotados intensamente. El paso de los migrantes durante agosto-septiembre aumenta nuevamente el número de especies tras la disminución drástica que impone el comienzo de la estación seca.

Algunos autores han señalado que en ciertos aspectos externos, la evolución estacional de los ecosistemas sigue a menudo el mismo curso que la sucesión ecológica: un rápido aumento inicial de la biomasa a comienzos de la época favorable, con unas pocas especies muy dominantes, seguido después de un aumento en diversidad que se produce cuando la biomasa total comienza a declinar (MARGALEF 1968, RUTLEDGE et al. 1976). Este efecto se observa claramente en nuestra comunidad de Passeriformes, e idéntico desfase entre abundancia y diversidad (de tallas) hemos registrado también en las comuni-

dades de artrópodos terrestres que trampeamos. La causa común a ambas es la progresión rápida del sistema desde situaciones simples e improductivas hasta condiciones ambientales favorables para una organización comunitaria compleja. En el encinar, esta progresión se ve truncada muy bruscamente por la estación seca, un período adverso que desorganiza rápidamente la estructura que había llegado a adquirir el conjunto, impide la prolongación de la sucesión estacional y hace retornar el sistema a situaciones de escasa abundancia y diversidad. La actuación desorganizadora del período adverso estival sobre la comunidad de pájaros parece llevarse a cabo mediante dos vías fundamentales. Por una parte, la práctica anulación del suelo como elemento explotable por las aves, que trae consigo la desaparición de especies que de él dependen. Por otra, la emigración local de muchos individuos pertenecientes a especies constantes de vida arbórea, que tienden a ocupar áreas marginales en las que la disponibilidad de agua para beber y la protección frente a las elevadas temperaturas hagan más favorables su vida (sobre todo *Parus* spp., *Sitta* y *Certhia*).

El efecto adverso del verano sobre estas especies arbóreas parece no llevarse a cabo a través de su influencia negativa sobre la disponibilidad de alimento, sino más bien mediante acción física directa sobre los individuos. Evidentes respuestas de comportamiento termoregulatorio activo ante el calor fueron observadas durante el verano con asiduidad en los individuos que permanecían en el encinar: inactividad total a las horas de máximas temperaturas, intervalos de descanso en agujeros de troncos alternando con comportamiento alimenticio activo, estimulación activa del enfriamiento corporal (pico abierto continuamente, alas entreabiertas colgantes, plumaje comprimido contra el cuerpo) (DAWSON y SCHMIDT-NILSEN 1964). Por otra parte, la disponibilidad de alimento para los insectívoros de vida arbórea, aunque probablemente menor que en la fase primaveral de orugas defoliantes, existía en la práctica, como lo demuestra el hecho de que un número apreciable de migrantes en paso (*P. trochilus* sobre todo, también *P. bonelli*, *P. collybita*, *S. cantillans*) explotase ramitas y hojas intensamente en pleno verano.

Resumiendo en pocas palabras lo anterior, puede concluirse que la sucesión estacional de la comunidad de pájaros del encinar hacia estados de mayor abundancia y diversidad está estrechamente delimitada por dos fases climáticas decisivas y condicionada por ellas. Por un lado se halla la época de lluvias, por otro la fase de sequía estival. La primera desencadena el proceso estacional, alcanzándose en su final los niveles de organización más elevados, pero rápidamente el verano detiene este proceso anulando una parte importante del hábitat y forzando la desaparición completa o parcial de las poblaciones de algunas especies.

2.— *Los pájaros del encinar en relación con otras comunidades.*

Respecto a comunidades europeas de Passeriformes situadas en latitudes

templadas medias y altas, los pájaros del encinar presentan importantes diferencias en el plano descriptivo. Estas se refieren fundamentalmente a la forma del perfil anual de abundancia total, la importancia relativa de las especies constantes y temporales a lo largo del año y la oscilación anual en términos de dominancia y número de especies. En último término, todas las diferencias existentes pueden atribuirse a importantes divergencias climáticas que crean una discontinuidad radical al pasar de latitudes templadas a mediterráneas.

En latitudes templadas el factor condicionante de la estacionalidad de los ecosistemas es de índole térmica (TAYLOR 1974), estando dividido el ciclo anual en dos fases, fría y no fría, de las que la fase fría es el período limitante para la producción y el desarrollo estacional. En zonas tropicales (FOGDEN 1972, KARR 1976 a), subtropicales (BOURLIERE y HADLEY 1970) y mediterráneas (MOONEY et al. 1974) es la lluvia el elemento coordinador del ciclo anual y el responsable de la estacionalidad, existiendo una época lluviosa contrapuesta a un período seco.

La perfecta coincidencia que se produce entre los perfiles anuales de abundancia de pájaros en una sabana senegalesa y nuestros encinares al superponer en el mismo gráfico la época lluviosa de ambas, sirve para demostrar que a pesar del origen paleártico de las especies individuales que componen nuestras comunidades, la abundancia de pájaros en el encinar fluctúa con un tipo de oscilación que difiere radicalmente de la norma europea y se incluye dentro de una modalidad "africana" o "sahélica", por así decirlo. Ello reafirma una vez más la importancia sincronizadora del período lluvioso.

En latitudes templadas, la época invernal supone para las aves un período adverso que condiciona la abundancia de las comunidades durante el mismo (GIBB 1960, ULFSTRAND y NILSSON 1976) e incluso parece actuar como regulador de las poblaciones de algunas de ellas (LACK 1966, FRETWELL 1972, SLAGSVOLD 1975). La época primaveral y estival se caracteriza por un aumento muy importante en la productividad y disponibilidad de alimento, y las comunidades de aves pasan a contener entonces importantes proporciones de individuos que llegan para nidificar y explotar esa superproducción temporal de recursos. Es razonable suponer que la densidad de las especies sedentarias a lo largo del año estará determinada por el grado de adversidad de la estación fría: mientras más elevado sea éste, mayor será la proporción de especies temporales en la época favorable. Esto es precisamente lo que se observa en la realidad a lo largo de gradientes geográficos o ecológicos en Europa y América del Norte (MACARTHUR 1959, WILLSON, 1976, HERRERA 1978). En nuestro encinar y otras comunidades sin fase anual limitante por temperatura, los individuos pertenecientes a especies sedentarias predominan en la comunidad y explotan permanentemente el hábitat, dejando poco lugar para el acomodo de inmigrantes estacionales. Esto se cumple en hábitats tro-

picales americanos, africanos y asiáticos (MOREAU 1966, KARR 1976 b) y en la sabana senegalesa (MOREL y MOREL 1972).

Esta diferencia entre nuestros encinares y los hábitats de la Europa templada parece estribar en el carácter muy distinto que para las aves tiene una estación adversa fría (templado) y una estación adversa seca y cálida (mediterráneo). Por su misma naturaleza física la primera no permite la persistencia de una suficiente heterogeneidad espacial del hábitat como para que existan "manchas" o "refugios" favorables donde sea posible la existencia de las especies y éstas han de optar únicamente por la emigración o el desarrollo de mecanismos fisiológicos especiales (HAFTORN 1972). Una época adversa seca y cálida permite por el contrario la existencia de una heterogeneidad en el hábitat, con sectores habitables donde las especies sedentarias pueden refugiarse temporalmente y encontrar alimento. Distintos autores han destacado la importancia de esta heterogeneidad para la supervivencia de las aves en medios desérticos (SERVENTY 1971) y en la sabana (MOREL y MOREL 1972, 1974), y las especies constantes de nuestros encinares parecen también servir-se de ella en el verano. Este hecho, unido a la aparente debilidad de la estacionalidad en lo que respecta a las disponibilidades alimenticias asociadas a la encina y a la plasticidad trófica de las especies constantes de vida arbórea que arriba discutimos, deben ser responsables conjuntamente de que la comunidad de pájaros del encinar se vea constituida durante todo el año por una gran mayoría (aprox. 75%) de individuos pertenecientes a especies constantes, en contraposición con las comunidades europeas de latitudes templadas. En cualquier caso, nuestras comunidades constituyen un claro extremo del gradiente norte-sur que se desarrolla en Europa occidental en cuanto a los valores del porcentaje primaveral de migrantes.

En comparación con la línea que describe la variación de la dominancia en función del número de especies en comunidades europeas de distintos tipos de hábitat, los pájaros del encinar ofrecen en promedio una dominancia excesiva para el número de especies que contienen. Asimismo, las curvas de importancia relativa (especies representadas en orden decreciente de abundancia) tienden a ser rectilíneas y pendientes, revelando una situación de gran dominancia numérica por parte de unas pocas especies. Este hecho debe ser atribuido muy probablemente a la superposición de dos subcomunidades principales, relativamente independientes, que explotan sectores diferentes del hábitat (suelo-árboles). Distintos tipos de evidencia apoyan esta hipótesis.

Las comunidades A y B describen a lo largo del año una amplia trayectoria en el plano dominancia/nº de especies, la cual durante algunos períodos no discrepa de la norma europea de variación. Durante el período primaveral tiene lugar la máxima desviación de la relación esperada (mucho dominancia con un número de especies también bastante elevado) y también las curvas de im-

portancia relativa son entonces más rectilíneas y pendientes. Durante esa época es precisamente cuando la doble estructura superpuesta de los pájaros del encinar es más patente. Otro hecho importante es que en el plano dominancia/nº de especies, nuestras comunidades abandonan la línea de variación para colocarse en una posición intermedia entre los hábitats monoestratificados (praderas y matorral) y los forestales, lo cual sugiere intuitivamente una estructura dotada en cierto modo de atributos de ambos tipos. La variación anual que se produce en la relación dominancia/nº de especies debemos atribuirle a la paralela evolución que siguen las importancias relativas de las dos subcomunidades principales integrantes de la comunidad global del encinar.

El perfil de las curvas de importancia relativa se ha interpretado generalmente en términos de una estructura interna en la comunidad que describen (WHITTAKER 1970, MAY 1975). Curvas rectilíneas y pendientes parecen describir comunidades sencillas con pocas especies en medios adversos, en las que las abundancias relativas de las especies obedecen a una serie geométrica. Curvas menos inclinadas, con un punto de inflexión central, cóncavas en su mitad izquierda y convexas en la derecha, describen comunidades pequeñas y homogéneas (distribución "broken-stick" de MacArthur, MAY 1975) o situaciones muy amplias y complejas con numerosas especies (lognormal, MAY 1975). En los términos anteriores, parece apreciarse en nuestra comunidad una mayor tendencia hacia la distribución geométrica cuando son parte importante las especies del suelo, mientras que las curvas se desplazan hacia formas más curvilíneas cuando predomina casi exclusivamente la subcomunidad arborícola. Ello sugiere que las dos subcomunidades difieren en la forma de su distribución de abundancias relativas, lo cual debe atribuirse al diferente grado de severidad ambiental y estacionalidad con que cada una se enfrenta y a la estructura más compleja del estrato arbóreo. Estos resultados concuerdan con las predicciones teóricas (WHITTAKER 1970, MAY 1975).

Como un reflejo más de la acentuada estabilidad interna que parece presidir a lo largo del año la estructura de la parte más representativa de nuestra comunidad, el número de especies y la dominancia experimentan en el encinar una fluctuación anual pequeña en comparación con otras comunidades asentadas en bosques caducifolios y de coníferas en Europa central y Escandinavia. Existe un gradiente continental en la intensidad de fluctuación, disminuyendo ésta regularmente en sentido norte-sur: la diferencia entre la situación invernal y primaveral es tanto mayor cuanto más al norte esté situada la comunidad. Este hecho vuelve nuevamente a poner de manifiesto la influencia del grado de estacionalidad ambiental sobre la intensidad de fluctuación anual de las comunidades que ya discutimos arriba.

3.— *Uso colectivo del espacio.*

Como podríamos esperar considerando la distribución vertical de la vegetación, el reparto del espacio en el encinar por parte de las aves se hace atendiendo básicamente a la diferenciación de una serie de zonas estructurales o sustratos cualitativamente diferenciados. La dimensión "altura" no introduce posibilidades de subdivisión ulterior apreciables, ya que la heterogeneidad vertical en el reparto de los volúmenes de vegetación es casi nula y los árboles son además de poca altura. Las especies se comportan en mayor (*C. brachydactyla*, *S. europaea*, *A. caudatus*) o menor (*E. rubecula*, *P. caeruleus*, *P. cristatus*) grado como "especialistas de sustrato", mostrándose poco o nada selectivas en altura. Este hecho coincide con el referido por ULFSTRAND (1977) al estudiar un gremio numeroso de Passeriformes en una plantación de coníferas de Suecia. También en ese caso la superposición interespecífica por zonas era mucho menor que por alturas. Aunque COLQUHOUN y MORLEY (1943) atribuyeron años atrás mucha importancia a la estratificación vertical de las aves forestales, esta situación parece ser, en todo caso, muy infrecuente. En 15 comunidades o grupos de especies de Passeriformes que se recogen en la revisión de SCHOENER (1974 b), la altura sólo aparece en dos ocasiones como dimensión que contribuya sustancialmente al reparto de recursos; en una de ellas la altura ocupa el cuarto lugar en importancia y en ambas se trata de aves granívoras que se alimentan en el suelo. Por el contrario, las características estructurales del hábitat son elementos fundamentales en el reparto de recursos en 11 ocasiones. Aunque los datos anteriores puedan estar sesgados por el tipo de metodología seguida más frecuentemente por los investigadores, sugieren junto a nuestros resultados y los de ULFSTRAND (1977) que la altura por sí misma, desligada de la estructura de la vegetación, no juega un papel apreciable en la segregación interespecífica de los pájaros forestales, pudiéndose explicar ésta en términos de estructura del hábitat.

En nuestro caso concreto, la consideración de zonas mixtas (estructurales subdivididas en intervalos de alturas) reveló que la adición del atributo altura a la mera consideración de zonas disminuía ligeramente los valores de superposición interespecífica, sugiriendo esto la existencia de una cierta actuación conjunta de las dos dimensiones en el reparto del espacio. Esta combinación, aunque desproporcionada en cuanto a la contribución dominante de las zonas por sí solas, debe ser general en todas las comunidades, como lo demuestra la conocida relación existente entre la diversidad de la estratificación de la vegetación y la diversidad de las aves (MACARTHUR y MACARTHUR 1961, KARR y ROTH 1971, WILLSON 1974). La actuación conjunta altura/zonas será tanto más importante cuanto mayor heterogeneidad estructural posea el hábitat en el plano vertical: su combinación facilitaría la segregación interespecífica a través de la formación de un mosaico tridimensional con mayores

posibilidades de utilización (cf. WILLSON 1974). La heterogeneidad vertical de nuestros encinares es poco apreciable y ello debe justificar la escasa importancia de la altura cuando se combina con las zonas estructurales a la hora del reparto del espacio.

Tomando la media de todos los elementos individuales de solapación como una medida del grado de empaquetamiento de las especies en el empleo del espacio, nuestros resultados revelan que esta magnitud experimenta importantes alteraciones estacionales. La coincidencia biespecífica media mensual en el uso del espacio está estrechamente correlacionada con la amplitud media del nicho, reflejando una situación en la cual el "espacio" ecológico disponible para el conjunto de especies parece ser limitado y experimentar pocas variaciones. Ello sugiere además que los pájaros del encinar tienden a explotar el espacio de una manera completa y saturada, ocupando en cada momento todos los sectores aprovechables del mismo. Esto se traduce en la práctica por un incremento en el grado de coincidencia interespecífica media cuando se produce una ampliación del intervalo medio de recursos utilizados, ya que en general esta ampliación se produce sobre sectores que previamente estaban utilizados.

Lo anterior es aplicable especialmente a las especies constantes, que al ser más numerosas y abundantes influyen mucho en los resultados globales y desvían las correlaciones. Veamos sin embargo el caso en mayor detalle. Entre las especies temporales no se cumple con regularidad la relación anterior, ya que algunas correlaciones demostraron que la tendencia predominante entre este tipo de especies es la de añadirse a la comunidad explotando sectores previamente defectivos de utilización. Esto se debe atribuir sobre todo a las especies que utilizan el suelo, el aire libre y el aire en conexión con la vegetación. La entrada de estas especies concretas no supone necesariamente un aumento en la superposición media total, ya que explotan el hábitat de modo característico y se superponen relativamente poco con el núcleo principal de especies constantes. En realidad, la mayoría de estas especies utilizan sectores del hábitat que sólo son temporalmente productivos (el suelo en primavera, los insectos voladores grandes en primavera-verano) y que verdaderamente son nuevas regiones que se añaden al espacio ecológico previamente disponible.

Por el contrario, otras especies temporales entran a explotar los sectores centrales del hábitat que son el dominio de las especies constantes, en particular determinadas partes de la encina (hojas y ramitas), coincidiendo con aquellas fuertemente. No obstante, salvo un par de excepciones que después comentaremos, todas las temporales que se solapan abiertamente con las constantes en el uso exclusivo de los árboles son migrantes en paso cuya estancia en el encinar es fugaz. Este es el caso, por ejemplo, de *S. borin* y *S. atricapilla* en primavera y *P. trochilus*, *P. bonelli* y *S. cantillans* en verano.

Las dos excepciones a que hacíamos referencia son *P. collybita* y *R. ignicapillus*, dos especies de pequeño tamaño que se alimentan principalmente en hojas y ramitas durante su larga permanencia de octubre a febrero y se solapan fuertemente con *P. caeruleus* y *P. cristatus*. Tan larga coexistencia puede atribuirse a que la dieta de aquellas dos especies durante su estancia invernal en el encinar es exclusivamente insectívora, mientras que los dos pequeños *Parus* desplazan apreciablemente su comportamiento alimenticio durante ese período hacia el consumo de bellotas. Este mecanismo debe permitir la invernada de *P. collybita* y *R. ignicapillus* en el encinar a pesar de su elevada coincidencia espacial con una parte del cúmulo de especies dominantes que explotan la encina de manera casi excluyente.

En un plano teórico, lo anterior plantea una interesante relación entre la probabilidad de permanencia de una especie en un hábitat y la disponibilidad en el mismo de un alimento que ella en realidad no consume pero que sirve para desplazar o "distrar" a su posible competidor de sus presas habituales, las cuales quedan entonces más fácilmente a su disposición. La relación entre la producción de bellotas y la existencia de las especies invernantes del encinar es todavía más compleja. El tercer invernante, *E. rubecula*, se alimenta de ella en elevada proporción, pero depende totalmente para consumirlas de la presencia de especies "facilitadoras" que, dotadas de un pico más robusto, rompan la cubierta que él es incapaz de penetrar. En nuestro encinar *E. rubecula* seguía en invierno a los individuos de *S. europaea*, vigilando sus actividades de cerca y apresurándose a expoliar sus escondrijos de bellota troceada tan pronto éste se marchaba (HERRERA 1977).

El proceso continuo de llegada y partida de especies temporales dotadas de distintas características ecológicas y la paralela sucesión en los modos de explotación del espacio se traduce en una variación de los valores de solapación entre las especies constantes y temporales y cada grupo consigo mismo. Durante la mayor parte de los meses la superposición mutua de las especies constantes es menor que la media mensual total, revelando una clara complementaridad en el uso del espacio por parte de las mismas y un detallado reparto del hábitat. La coincidencia entre constantes y temporales suele ser mayor que la media, mientras que la de temporales entre sí acostumbra a ser menor. El ajuste mutuo existente entre las especies constantes se revelan muy estrecho y determinado por una historia de coexistencia y probable coevolución, como demuestra el caso de desplazamiento de nichos y morfología que hemos encontrado en *P. caeruleus* y *P. major* en respuesta a la presencia local de *P. cristatus*. El prolongado contacto de las especies en el mismo hábitat, unido a la relativa estabilidad del sector de éste que ocupan, han permitido la configuración de este núcleo constante de especies, afectado por escasa superposición en el uso del espacio y muy resistente a la invasión por especies temporales.

Resumiendo breve y esquemáticamente lo dicho sobre la dinámica estacional de las especies constantes y temporales, ésta puede centrarse en los aspectos siguientes. Las especies constantes forman un núcleo estructuralmente estable que reparten el espacio muy finamente, ocupan el sector más estable del hábitat y lo saturan impidiendo su invasión por especies temporales. Estas últimas ocupan el encinar en una de las siguientes condiciones: 1) cuando nuevos sectores se hacen temporalmente productivos (suelo, insectos voladores) y las especies constantes no los explotan. 2) cuando nuevos sectores productivos "distraen" a algunas especies constantes y éstas dejan espacio libre en sus dominios habituales. 3) En migración, superponiéndose brevemente con el núcleo arborícola de especies constantes, sin aparente relación con fenómenos productivos.

Un aspecto de interés general que se desprende del análisis y discusión de nuestros resultados es que la comunidad de pájaros completa no es un conjunto homogéneo de especies que evolucionan estacionalmente al unísono. La sucesión estacional en la comunidad no se comprende si ésta no se disgrega en unos pocos componentes homogéneos cuya evolución individual sigue un curso independiente de los demás. Estos grupos de especies están asociados cada uno a un sector del hábitat o a un recurso alimenticio concreto y guardan pocas relaciones entre sí, debiendo ser tratados como elementos independientes, ya que su estructura, composición y variación estacional dependen de la suerte seguida a lo largo del tiempo por el sector de hábitat o recurso que explota. Podemos denominar a estos grupos subcomunidades, ya que el término gremio lo hemos empleado en otra acepción diferente.

En última instancia, la aparición de subcomunidades obedece a una realidad del hábitat a una escala generalmente bastante grosera y poco sutil. Esta primera disgregación de la comunidad en unos pocos grupos muy diferentes y poco conexos puede apreciarse en los resultados de las clasificaciones efectuadas sobre las matrices de solapación, en las que aparecen para cada mes dos o tres grupos de especies que se fusionan a niveles de solapación muy bajos. Estos grandes grupos son los que se han denominado normalmente gremios o "guilds" por distintos autores (ROOT 1967, WILLSON 1974, CODY 1974, SALE 1975, DIAMOND 1975, ULFSTRAND 1977), aunque ésta no ha sido la acepción que nosotros hemos otorgado al término anteriormente. Por nuestra parte hemos reservado la designación de gremio para la unidad estructural más pequeña posible en el seno de la comunidad por encima del nivel de especie. En casos límites, una especie puede constituir por sí sola un gremio y una subcomunidad, o bien un sólo gremio integrar una subcomunidad. Esta terminología no es más que un modo artificial de expresar verbalmente (y por tanto necesariamente discreto) una estructura jerárquica que es continua a distintos niveles. Lo más importante es considerar el hecho de la estructura interna

con independencia de la denominación que demos a los grupos de uno u otro nivel, lo cual no es más que un asunto de conveniencia.

La constitución en grupos de especies favorece las condiciones de estabilidad global de la comunidad y permite la coexistencia de mayor número de especies que si éstas distribuyesen homogéneamente sus interacciones. Sin embargo, la constitución de grupos de especies parece depender necesariamente de una estructura del hábitat que propicie esta disgregación de la comunidad. En último término pues, podemos llegar a la conclusión que la heterogeneidad del hábitat permite la coexistencia de un mayor número de especies mediante la constitución de grupos que dan lugar a un conjunto que satisface con mayor facilidad las condiciones de estabilidad global por su naturaleza discontinua. Esta conclusión, obtenida mediante el análisis de la estructura interna de las comunidades, concuerda plenamente con resultados de estudios experimentales (HUFFAKER 1958, PARK 1962, AYALA 1970, GILPIN et al. 1976) y teóricos (ROSENZWEIG y MACARTHUR 1963, HORN y MACARTHUR 1972, LEVIN 1976) que demuestran una clara relación entre estabilidad y heterogeneidad espacial partiendo de datos o premisas diferentes a los nuestros.

A partir de un planteamiento totalmente teórico, asentado sobre bases diferentes a las que nosotros hemos usado, LEVIN (1974, 1976) concluye que la heterogeneidad espacial ha de contemplarse generalmente ligada a situaciones de heterogeneidad temporal y esta heterogeneidad compuesta "espacio-temporal" sirve para favorecer las condiciones de coexistencia. Dicho autor afirma (LEVIN 1976, p. 301):

"Spatial and temporal strategies then become tightly coupled, and it is difficult to consider one without the other".

En otro punto indica (LEVIN 1974, p. 220):

"When species life history patterns are such that local populations have periodical dispersal episodes, or when the environment varies in time, a premium is placed on how fast species can get to and utilize choice areas. In this case, opportunity exists for species which would otherwise become extinct to survive as fugitives, distributed according to spatio-temporal patterns involving consistently fluctuating local population densities". (Cursivas mías).

Como hemos visto, la heterogeneidad temporal del encinar está íntimamente ligada a una heterogeneidad espacial concreta y para explicar aquella y considerar sus distintos grados es necesario primero reconocer esta última. Ciertas fases del mosaico que es el hábitat fluctúan más intensamente que otras y son por ello estacionalmente más heterogéneas. Las grandes posibilidades de desplazamiento de los pájaros permiten en la práctica a muchas especies coexistir y subsistir como "fugitivas" aprovechando la heterogeneidad es-

pacio-temporal del medio. Aunque nosotros observamos los efectos de esta estrategia a un nivel puramente local, nuestros resultados en el encinar destacan la importancia que tiene la heterogeneidad espacial combinada con la temporal en la configuración de las comunidades y en sus condiciones de estabilidad, verificando en gran medida las predicciones teóricas.

Obviamente, las oportunidades de una especie dada para explotar el mosaico espacio-temporal estarán en función no sólo de sus posibilidades de desplazamiento, sino también de su longitud de vida en relación a la escala temporal de fluctuación ambiental. Teniendo en cuenta las relaciones existentes entre tamaño corporal y tiempo de generación (BONNER 1965, FENCHEL 1974), hemos de admitir razonablemente una relación entre el modo de explotar el mosaico y el tamaño del organismo, la cual se complica al considerar que las escalas de magnitud del mosaico, tanto en espacio como en tiempo, difieren para organismos con distinto tiempo de generación y tallas diferentes. No conocemos ningún planteamiento teórico en el cual se exploren estas posibilidades o se estudien simultáneamente las relaciones entre estrategia de empleo espacio-temporal, tamaño, longitud de vida y posibilidades de dispersión. Sin embargo, el efecto de estas variables debe ser importante, como sugieren los resultados que hemos obtenido al estudiar la sucesión estacional de los artrópodos asociados con el suelo. Aunque dicha sucesión parece obedecer a una estrategia colectiva de explotación de un mosaico espacio-temporal, muchos de sus rasgos difieren de manera importante de los observados en la sucesión estacional de los pájaros. Estas diferencias nos indican que existe aún mucho campo disponible para el estudio de las estrategias de utilización en medios heterogéneos. Este tipo de medios es el único existente, al menos en nuestro planeta, y como PRESTON (1969) demuestra por reducción al absurdo, la heterogeneidad es en último término la base para la existencia de los ecosistemas y la vida misma.

BIBLIOGRAFIA CITADA

ABLE, L.P. y NOON, B.R. (1976).— Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States. *Oecología* 26: 275-294.

ALERSTAM, T., NILSSON, S.G. y ULFSTRAND, S. (1974).— Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. *Oikos* 25: 321-330.

ALLAN, J.D., BARNTHOUSE, L.W., PRESTBYE, R.A. y STRONG, D.R. (1973).— On foliage arthropod communities of Puerto Rican second growth vegetation. *Ecology* 54: 628-632.

ALLAN, J.D., ALEXANDER, H.J. y GREENBERG, R. (1975).— Foliage arthropod communities of crop and fallow fields. *Oecologia* 22: 49-56.

ANDERSON, D.R., LAAKE, J.L., CRAIN, B.R. y BURNHAM, H.P. (1976). Guidelines for line transect sampling of biological populations. Utah Coop. Wildl. Res. Unit, 27 pp.

ANDERSON, S.H. (1972).— Seasonal variation in forest birds of Western Oregon. *Northwest Sci.*; 46: 194-206.

ANDREWARTHA, H.G. (1961).— Introduction to the study of animal populations. Methuen, Londres.

ASCHMANN, H. (1973). Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. pp. 11-19 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.

AXELROD, D.I. (1973).— History of the Mediterranean ecosystem in California. pp. 225-227 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.

AYALA, F.J. (1970).— Competition, coexistence, and evolution. pp. 121-158 in HECHT, M.K. y STEERE, W.C. (Eds.), *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts, New York.

BARBAULT, R. (1973).— Structure et dynamique d'un peuplement de lézards: les Scincidés de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Tesis Doctoral*, Univ. de Paris.

BATCHELER, C.L. (1971).— Estimation of density from a sample of joint point and nearest-neighbor distances. *Ecology* 52: 703-709.

BERTHOLD, P. (1976).— Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. *J. Ornith.* 117: 1-69.

BEST, L.B. (1975).— Interpretational errors in the "mapping method" as a census technique. *Auk* 92: 452-460.

BILLE, J.C. y POUPON, H. (1972).— Recherches écologiques sur une savane du Ferlo septentrional, Senegal: biomasse végétale et production primaire nette. *Terre et Vie* 26: 366-382.

BILLE, J.C. y POUPON, H. (1974).— Recherches écologiques sur une savane sahelienne du Ferlo septentrional, Senegal: la regeneration de la strate herbacée. *Terre et Vie* 28: 21-48.

BILLE, J.C., LEPAGE, M., MOREL, G. y POUPON, H. (1972).— Recherches écologiques sur une savane sahelienne du Ferlo septentrional, Senegal: presentation de la région. *Terre et Vie* 26: 332-350.

BLONDEL, J. (1965).— Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne: description du milieu, de la méthode de travail et exposé des premiers résultats obtenus a la période de reproduction. *Terre et Vie* 19: 311-342.

BLONDEL, J. (1966).— Le cycle annuel des Passereaux en Camargue. *Terre et Vie* 20: 271-294.

BLONDEL, J. (1969 a).— Synecologie des passereaux résidents et migrateurs dans le midi méditerranéenne français. Centre Regional Docum. Pedag., Marseille.

BLONDEL, J. (1969 b).— Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. pp. 97-151 in Lamotte, M. y Bourliere, F. (Eds.) *Problemes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et Cie, Paris.

BLONDEL, J. (1969 c).— Sedentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. *Terre et Vie* 23: 269-314.

BLONDEL, J., FERRY, C. y FROCHOT, B. (1970).— La méthode des Indices ponctuels d'abundance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "station d'écoute". *Alauda* 38: 55-71.

BLONDEL J., FERRY, C. y FROCHOT, B. (1973).— Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41: 63-84.

BOND, R.R. (1957).— Ecological distribution of breeding birds in the upland forests of southern Wisconsin. *Ecol. Monographs* 27: 351-384.

BONNER, J.T. (1966). *Size and cycle. Essays on the structure of biology*. Princeton Univ. Press, Princeton.

BOURLIERE, F. y HADLEY, M. (1970).— The ecology of tropical savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 125-152.

BRADSHAW, W.E. (1974).— Phenology and seasonal modeling in insects. pp. 127-137 in Lieth, H. (Ed.), *Phenology and seasonality modeling*. Springer Verlag, Berlin.

BRINK, F.H. van den (1957).— *Die Säugetiere Europas*. Paul Parey, Berlin.

BROWN, J.H. (1971).— Mammals on mountaintops; nonequilibrium insular biogeography. *Amer. Natur.* 105: 467-478.

BROWN, J.H. y LIEBERMAN, G.A. (1973).— Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.

BROWN, W.L. y WILSON, E.O. (1956).— Character displacement. *Syst. Zool.* 5: 49-64.

BULMER, M.G. (1975).— The statistical analysis of density dependence. *Biometrics* 31: 901-911.

CAMERON, G.N. (1972).— Analysis of insect trophic diversity in two salt marsh communities. *Ecology* 53: 58-73.

CAMERON, G.N. (1976).— Do tides affect coastal insect communities?. *Amer. Midl. Natur.* 95: 279-287.

CAMPBELL, B. (1974).— The Crested Tit. *Forest Record No. 98*, Forestry Comm., Londres.

CAROTHERS, S.W., JOHNSON, R.R. y AITCHISON, S.W. (1974).— Population

structure and social organization of southwestern riparian birds. *Amer. Zool.* 14: 97-108.

CASTROVIEJO, J., GARZON, J., PALACIOS, F. y CASTROVIEJO, S. (1974). Sobre el Lirón Gris (*Glaucidium pyrenaicum*) en España. *Doñana Acta Vert.* 1: 121-142.

CATTEL, R.B. (1965).— Factor analysis: an introduction to essentials. I. The purpose and underlying models. *Biometrics* 21: 190-215.

CEBALLOS, P. (1969).— Estudio de alimentación del Trepador Azul (*Sitta europaea*) en encinares durante los meses Marzo-Agosto. *Bol. Serv. Plagas Forest.* 12: 89-95.

CEBALLOS, P. (1972).— Protección de las aves insectívoras. Alimentación natural de *Parus major* y *P. caeruleus*. *Mem. R. Acad. Ciencias, Ser. Cienc. Natur.* 25: 1-61.

CLENCH, H.K. (1967).— Temporal dissociation and population regulation in certain Hesperine butterflies. *Ecology* 48: 1000-1006.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (1964).— Terrestrial animals in dry heat: arthropods. pp. 452-465 in *Handbook of Physiology, Vol. 4, Adaption to the Environment.* Amer. Physiol. Soc., Washington.

CODY, M.L. (1973).— Parallel evolution and bird niches. pp. 307-338 in Di Castri, y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems.* Springer Verlag, Berlin.

CODY, M.L. (1974).— Competition and the structure of bird communities. Princeton Univ. Press, Princeton.

CODY, M.L. y CODY, B.J. (1972).— Territory size, clutch size, and food in populations of Wrens. *Condor* 74: 473-476.

COLQUHOUN, M.K. y MORLEY, A. (1943).— Vertical zonation in woodland bird communities. *J. Anim. Ecol.* 12: 75-81.

COLWELL, R.K. y FUTUYMA, D.J. (1971).— On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.

CONSTANT, P., EYBERT, M.C. y MAHEO, R. (1973).— Recherches sur les oiseaux nicheurs dans les plantations de résineux de la forêt de Paimpont (Bretagne). *Alauda* 41: 371-384.

COX, C.B., HEALEY, I.N. y MOORE, P.D. (1973).— Biogeography. An ecological and evolutionary approach. Blackwell, Oxford.

CROME, F.H.J. (1975).— The ecology of fruit pigeons in tropical Northern Queensland. *Aust. Wildl. Res.* 2: 155-185.

CROWELL, K.L. (1962).— Reduced competition among the birds of Bermuda. *Ecology* 43: 75-88.

CULVER, D.C. (1970).— Analysis of simple cave communities: niche separation and species packing. *Ecology* 51: 949-958.

DAVIS, L.V. y GRAY, I.E. (1966).— Zonal and seasonal distribution of insects in North Carolina salt marshes. *Ecol. Monogr.* 36: 275-295.

DAWSON, W.R. y SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964).— Terrestrial animals in dry heat: desert birds. pp. 481-492 in *Handbook of Physiology, Vol. 4, Adaptation to the environment.* Amer. Physiol. Soc. Washington.

DAYTON, P.K. (1973).— Two cases of resource partitioning in an intertidal community: making the right prediction for the wrong reason. *Amer. Natur.* 107: 662-670.

DETHIER, V.G. y MACARTHUR, R.H. (1964).— A field's capacity to support a butterfly population. *Nature* 201: 728-729.

DIAMOND, J.M. (1970).— Ecological consequences of island colonization by south-west pacific birds. I. Types of niche shifts. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 67: 529-536.

DIAMOND, J.M. (1975).— Assembly of species communities. pp. 342-444 in Cody, M.L. y Diamond, J.M. (Eds.), *Ecology and evolution of communities.* Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

DI CASTRI, F. (1973).— Soil animals in latitudinal and topographical gradients of Mediterranean ecosystems. pp. 171-190 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.

DIXON, A.F.G. (1970).— Quality and availability of food for a sycamore aphid population. pp. 271-288 in Watson, A. (Ed.) *Animal populations in relation to their food resources*. Blackwell, Oxford.

DIXON, W.J. (1970).— B.M.D. Biomedical computer programs. Health Sciences Computing Facilities, Dept. Prev. Med. U.S., Los Angeles.

EBERHARDT, L.L. (1970).— Correlation, regression, and density dependence. *Ecology* 51: 306-310.

EDINGTON, J.M. y EDINGTON, M.A. (1972).— Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. *J. Anim. Ecol.* 41: 331-357.

ELTON, C.S. (1973).— The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* 42: 55-104.

EMBERGER, L., GAUSSEN, H., KASAS, M. y De PHILIPPIS, A. (1963).— *Carte bioclimatique de la zone mediterraneenne*. Unesco-Fao, Paris y Roma.

EMLEN, J.T. (1971).— Population densities of birds derived from transect counts. *Auk* 88: 323-342.

EMLEN, J.T. (1972).— Size and structure of a wintering avian community in southern Texas. *Ecology* 53: 317-329.

EMLEN, J.T. (1974).— An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation. *Condor* 76: 184-197.

ENEMAR, A. (1959).— On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season. *Var Fagëlvarld Suppl.* 2: 1-114.

ENEMAR, A. y SJOSTRAND, B. (1967).— The strip survey as a complement to study area investigations in bird census work. *Var Fagëlvarld* 26: 111-130.

ENEMAR, A. y SJOSTRAND, B. (1970).— Bird species densities derived from study area investigations and line transects. *Bull. Ecol. Res. Comm., Lund*, 9: 33-37.

EYBERT, M.C. (1973).— Le cycle annuel des oiseaux dans trois stades évolutifs d'une pinède de Bretagne. *Terre et Vie* 27: 507-522.

FENCHEL, T. (1974).— Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. *Oecologia* 14: 317-326.

FERRY, C. (1960).— *Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers en Bourgogne. I. L'avifaune nidificatrice d'un taillis sous futaie de Querceto carpinetum scilletosum*. *Alauda* 28: 93-123.

FERRY, C. y FROCHOT, B. (1958).— Une methode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. *Terre et Vie* 12: 85-102.

FERRY, C. y FROCHOT, B. (1970).— L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pedunculés en Bourgogne: etude de deux succesions écologiques. *Terre et Vie* 24: 153-250.

FOGDEN, M.P.L. (1972).— The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114: 307-343.

FRETWELL, S.D. (1972).— *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton.

FROCHOT, B. (1971 a).— *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Tesis Doctoral, Univ. Dijon.

FROCHOT, B. (1973 b).— L'évolution saisonnière de l'avifaune dans une futaie de chênes en Bourgogne. *Terre et Vie* 25 145-182.

FUENTES, E.R. (1976).— Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* 57: 3-17.

GARCIA, L. y PURROY, F.J. (1973).— Evaluaciones de comunidades de aves por el método de la parcela. Resultados obtenidos en el matorral mediterráneo de la Punta del Sabinar, Almería. Bol. Est. Cent. Ecol. Madrid 2: 41-49.

GARDNER, M.R. y ASHBY, W.R. (1970).— Connectance of large dynamic (Cybernetic) systems: critical values for stability. Nature 228: 784.

GARZON-HEYDT, J. y CASTROVIEJO, S. (1971).— Notas preliminares sobre la distribución de algunos micromamíferos en el norte de España. Säugetierk. Mitt. 19: 217-222.

GASTON, A.J. (1974).— Adaptation in the genus *Phylloscopus*. Ibis 116: 432-450.

GIBB, J. (1954).— Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest. Ibis 96: 513-543.

GIBB, J. (1960).— Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. Ibis 102: 163-208.

GILLON, Y. y GILLON, D. (1973).— Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Senegal: données quantitatives sur les arthropodes. Terre et Vie 27: 297-323.

GILLON, D. y GILLON, Y. (1974).— Comparaison du peuplement d'invertébrés de deux milieux herbacés ouest-africains: sahel et savane preforestière. Terre et Vie 28: 429-474.

GILPIN, M.E., MCCLELLAND, G.A.H. y PEARSON, J.W. (1976).— Space, time, and the stability of laboratory mosquito populations. Amer. Natur. 110: 1107-1111.

GITTINS, R. (1969).— The application of ordination techniques. pp. 37-66 in Rorison, I.H. (Ed), Ecological aspects of mineral nutrition of plants. Blackwell, Oxford.

GONZALEZ-BERNALDEZ, F., BORRILL, M. y LINDNER, R. (1969). Variability of hexaploid *Festuca arundinacea*. Principal components analysis of the correlation matrix. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. 67: 257-263.

GONZALEZ-BERNALDEZ, F., MOREY, M. y VELASCO, F. (1969).— Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herbivore at the El Pardo forest (Madrid). Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. 67: 265-284.

GOSALBEZ, J. (1976).— *Sorex minutus* en las montañas de Prades (Cataluña, España). Misc. Zool. 3: 213-216.

HAFTORN, S. (1972).— Hypothermia of tits in the arctic winter. Ornis Scand. 3: 153-166.

HAGAR, D.C. (1960).— The interrelationships of logging, birds, and timber regeneration in the Douglas-fir region of northwestern California. Ecology 41: 116-125.

HAIRSON, N.G., SMITH, F.E. y SLOBODKIN, L.B. (1960).— Community structure, population control, and competition. Amer. Natur. 94: 421-425.

HALL, R. y HANSSON, C. (1975).— (Notes on foraging and breeding of Crested Tits *Parus cristatus* in a South Swedish pine wood). Anser 14: 191-199. En Sueco, resumen en inglés.

HARTLEY, P.H.T. (1953).— An ecological study of the feeding habitats of the English titmice. J. Anim. Ecol. 22: 261-288.

HEIM DE BALSAC, H. y BEAUFORT, F. (1969).— Contribution à l'étude des micromammifères du Nord-ouest de l'Espagne. Mammalia 33: 630-658.

HERRERA, C.M. (1973).— *Neomys anomalus* au sud de l'Espagne: nouvelle donnée sur la répartition de cette espèce. Mammalia 37: 514-515.

HERRERA, C.M. (1974 a).— El paso otoñal de *Sylvia borin* y *S. communis* en la Reserva de Doñana. Doñana Acta Vert. 1: 83-119.

HERRERA, C.M. (1974 b).— Trophic diversity of the Barn Owl *Tyto alba* in continental Western Europe. Ornis Scand. 5: 181-191.

HERRERA, C.M. (1976).— A note on the emetic technique for obtaining food samples from passerine birds. *Doñana Acta Vert.* 2: 77-82.

HERRERA, C.M. (1978).— The breeding distribution pattern of European migrant birds: Macarthur's theme re-examined. *Auk*. 95: 496-509.

HERRERA, C.M. (1977).— Ecología alimenticia del Petirrojo *Erithacus rubecula* durante su invernada en encinares del sur de España. *Doñana Acta Vert.* 4: 35-59.

HERRERA, C.M. e HIRALDO, F. (1976).— Food-niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.* 7: 29-41.

HESPENHEIDE, H.A. (1973).— Ecological inferences from morphological data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 213-229.

HOGSTAD, O. (1967).— Seasonal fluctuation in bird populations within a forest area near Oslo (Southern Norway). *Nytt Mag. Zool.* 15: 81-96.

HOGSTAD, O. (1968).— The edge effect on species and population density of some passerine birds. *Nytt Mag. Zool.* 15: 40-43.

HOGSTAD, O. (1975).— Structure of small passerine communities in subalpine birch forests in Fennoscandia. pp. 94-104 in Wielgolaski, F.E. (Ed.), *Fennoscandian tundra ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.

HOLMES, R.T. y STURGES, F.W. (1973).— Annual energy expenditure by the avifauna of a northern hardwoods ecosystem. *Oikos* 24: 24-29.

HOLMES, R.T. y STURGES, F.W. (1975).— Bird community dynamics and energetics in a northern hardwoods ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 44: 175-200.

HOPP, R.J. (1974).— Plant phenology observation networks. pp. 25-43 in Lieth, H. (Ed.), *Phenology and seasonality modeling*. Springer Verlag, Berlin.

HORN, H.S. (1966).— Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Amer. Natur.* 100: 419-424.

HORN, H.S. (1971).— The adaptive geometry of trees. Princeton Univ. Press, Princeton.

HORN, H.S. y MACARTHUR, R. H. (1972).— Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53: 749-752.

HUEY, R.B., PIANKA, E.R., EGAN, M.E. y COONS, L.W. (1974).— Ecological shifts in sympatry: Kalahari fossorial lizards (*Typhlosaurus*). *Ecology* 55: 304-316.

HUFFAKER, C.B. (1958).— Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.

HUGHES, R.D. y WALKER, J. (1970).— The role of food in the population dynamics of the Australian bush fly. pp. 255-269 in Watson, A. (Ed.), *Animal populations in relation to their food resources*. Blackwell, Oxford.

HURLBERT, S.H. (1971).— The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.

HURTUBIA, J. y DI CASTRI, F. (1973).— Segregation of lizard niches in the Mediterranean region of Chile. pp. 349-360 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.

HUTCHESON, K. (1970).— A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theoret. Biol.* 29: 151-154.

HUTCHINSON, G.E. (1953).— The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Sci. Nat. Philadelphia* 105: 1-12.

HUTCHINSON, G.E. (1968).— When are species necessary?. pp. 177-186 in Lewontin, R. (Ed.), *Population biology and evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse, New York.

INSTITUTO CONSERVACION DE LA NATURALEZA (ICONA) (Editor) (1976). *Estudios ecológicos en Sierra Morena*. Publ. Minist. Agric. Madrid.

- JANSA, J.M. (1969).—Curso de climatología. Minist. Aire, Subsec. Av. Civil, Madrid.
- JANZEN, D.H. (1973 a).—Sweep samples of tropical foliage insects: description of study sites with data on species abundances and size distributions. *Ecology* 54: 659-686.
- JANZEN, D.H. (1973 b).—Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54: 687-708.
- JANZEN, D.H. y SCHOENER, T.W. (1968).—Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- JARVINEN, O. (1976).—Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. II. Comparison between two methods. *Ornis Scand.* 7: 43-48.
- JARVINEN, O. y SAMMALISTO, L. (1976).—Regional trends in the avifauna of Finnish peatland bogs. *Ann. Zool. Fennici* 13: 31-43.
- JARVINEN, O. y VAISANEN, R.A. (1975).—Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. *Oikos* 26: 316-322.
- JARVINEN, O. y VAISANEN, R.A. (1976).—Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. IV. Geographical constancy of the proportion of main belt observations. *Ornis Fenn.* 53: 87-91.
- JOHNSTON, D.W. y ODUM, E.P. (1956).—Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology* 37: 50-61.
- JOHNSON, N.K. (1975).—Controls of number of bird species on montane islands in the Great Basin. *Evolution* 29: 545-567.
- JONES, P.H. (1972).—Succession in breeding bird populations of sample Welsh oakwoods. *Brit. Birds* 65: 291-299.
- JONES, P.H. (1975).—Winter bird populations in a Merioneth oakwood. *Bird Study* 22: 25-34.
- KARR, J.R. (1976 a).—Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Amer. Natur.* 110: 973-994.
- KARR, J.R. (1976 b).—On the relative abundance of migrants from the North temperate zone in tropical habitats. *Wilson Bull.* 88: 433-458.
- KARR, J.R. y ROTH, R.R. (1971).—Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Amer. Natur.* 105: 423-435.
- KARR, J.R. y JAMES, F.C. (1975).—Ecomorphological configuration and convergent evolution. pp. 258-291 in Cody, M.L. y Diamond, J.M. (Eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- KELKER, G.H. (1945).—Measurement and interpretation of forces, that determine populations of managed deer. Ph. D. Thesis, Univ. Michigan. Ref. en Robinette et al. (1974). Original no consultado.
- KOPPEN, W. (1923).—*Grundriss der Klimakunde*. Walter de Gruyter, Berlin-Leipzig.
- KUMMEROW, J. (1973).—Comparative anatomy of sclerophylls of mediterranean climatic areas. pp. 157-167 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.
- KUSHLAN, J.A. (1976).—Environmental stability and fish community diversity. *Ecology* 57: 821-825.
- KULEZA, G. (1975).—Comments on "Niche, habitat and ecotope". *Amer. Natur.* 109: 476-479.
- LACK, D. (1954).—*The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- LACK, D. (1966).—*Population studies of birds*. Oxford Univ. Press, Londres.
- LACK, D. (1968).—*Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, Londres.
- LACK, D. (1971).—*Ecological isolation in birds*. Blackwell, Londres.

LAMOTTE, M., GILLON, Y. y RICOI, G. (1969).— L'échantillonnage quantitatif des peuplements d'invertébrés en milieux herbacés. pp. 7-54 in Lamotte, M. y Bourlière, F. (Eds.) *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et Cie, Paris.

LARCHER, W. (1961).— Jahresgang des assimilations- und respirationsvermögens von *Olea europaea* L. *ssp. sativa* Hoff. et Link., *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardaseegebiet. *Planta* 56: 575-606.

LE BERRE, J.R. (1969 a).— Les méthodes de piégeage des invertébrés. Généralités. pp. 55-64 in Lamotte, M. y Bourlière, F. (Eds.), *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et Cie, Paris.

LE BERRE, J.R. (1969 b).— Les pièges lumineux. pp. 79-96 in Lamotte, M. y Bourlière, F. (Eds.), *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et Cie, Paris.

LE BERRE, J.R. y ROTH, M. (1969).— Les pièges à eau. pp. 65-78 in Lamotte, M. y Bourlière, F. (Eds.), *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et Cie, Paris.

LEIN, M.R. (1972).— A trophic comparison of avifaunas. *Syst. Zool.* 21: 135-150.

LE LOUARN, H. (1968).— Premiers résultats d'une étude sur les micromammifères et les oiseaux dans le mélezin briançonnais. *Terre et Vie* 22: 327-342.

LE LOUARN, H. (1974).— Comparaison des densités de population des passereaux nicheurs dans divers types de forêts. Mimeografiado, circulación privada.

LEVIN, S.A. (1974).— Dispersion and population interactions. *Amer. Natur.* 108: 207-228.

LEVIN, S.A. (1976).— Population dynamic models in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 287-310.

LEVINS, R. (1968).— *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, Princeton.

LIEN, L., OSTBYE, E., HOGSTAD, O. y otros (1974).— Bird surveys in the high mountain habitats of Finse and Stigstuv, Hardangervidda, south Norway, 1967-72. *Norw. J. Zool.* 22: 1-14.

LLOYD, M. y GHELARDI, R.J. (1964).— A table for calculating the 'equitability' component of species diversity. *J. Anim. Ecol.* 33: 217-225.

LOSSAINT, P. (1973).— Soil-vegetation relationships in mediterranean ecosystems of southern France. pp. 199-212 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.

MACARTHUR, R.H. (1957).— On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 43: 293-295.

MACARTHUR, R.H. (1958).— Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.

MACARTHUR, R.H. (1959).— On the breeding distribution pattern of north American migrant birds. *Auk* 76: 381-325.

MACARTHUR, R.H. (1964).— Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Natur.* 98: 387-397.

MACARTHUR, R.H. (1968).— The theory of the niche. pp. 159-176 in Lewontin, R. (Ed.), *Population biology and evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse, New York.

MACARTHUR, R.H. (1970).— Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoret. Pop. Biol.* 1: 1-11.

MACARTHUR, R.H. (1971).— Patterns of terrestrial bird communities. pp. 189-221 in Farmer, D.S. y King, J.R. (Eds.), *Avian Biology*, Vol. 1. Academic Press, New York.

MACARTHUR, R.H. (1972).— *Geographical ecology*. Harper & Row, New York.

MACARTHUR, R.H. y MACARTHUR, J.W. (1961).— On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.

MACARTHUR, R.H. y CONNELL, J.H. (1966).— The biology of populations. Wiley. New York.

MACARTHUR, R.H. RECHER, H. y CODY, M.L. (1966).— On the relation between habitat selection and species diversity. *Amer. Natur.* 100: 319-332.

MACARTHUR, R.H. y LEVINS, R. (1967).— The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Natur.* 101: 377-385.

MACARTHUR, R.H. y WILSON, E.O. (1967).— The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.

MACARTHUR, R.H., DIAMOND, J.M. y KARR, J.R. (1972).— Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.

MACKAY, R.J. y KALFF, J. (1969).— Seasonal variation in standing crop and species diversity of insect communities in a small Quebec stream. *Ecology* 50: 101-109.

MAELZER, D.A. (1970).— The regression of $\log N_{n+1}$ on $\log N_n$ as a test of density dependence: an exercise with computer-constructed density-independent populations. *Ecology* 51: 810-822.

MARANON, T., FIGUEROA, E., COTA, H., DONCEL, J.L. y GARCIA NOVO, F. (1977).— Estudio ecológico de los pastizales de dehesa en la provincia de Badajoz. Tipificación preliminar de la vegetación empleando el análisis de correspondencias. XVII Reunión S.E.E.P., Córdoba, 11 pp.

MARGALEF, R. (1968).— Perspectives in ecological theory. Chicago Univ. Press, Chicago.

MARGALEF, R. (1974).— Ecología. Omega, Barcelona.

MAY, R.M. (1972).— Will a large complex system be stable?. *Nature* 238: 413-414.

MAY, R.M. (1973 a).— Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton.

MAY, R.M. (1973 b).— Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. *Amer. Natur.* 107: 621-650.

MAY, R.M. (1974).— On the theory of niche overlap. *Theoret. Pop. Biol.* 5: 297-332.

MAY, R.M. (1975 a).— Patterns of species abundance and diversity. pp. 81-120 in Cody, M.L. y Diamond, J.M. (Eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

MAY, R.M. (1975 b).— Some notes on estimating the competition matrix, α . *Ecology* 56: 737-741.

MAY, R.M. y MACARTHUR, R.H. (1972).— Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69: 1109-1113.

MCDONALD, R.P. (1970).— The theoretical foundations of principal factor analysis, canonical factor analysis and alpha factor analysis. *British J. Math. Stat. Psychol.* 23: 1-21.

M'CLOSKEY, R.T. (1976).— Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728-739.

MCNAUGHTON, S.J. y WOLF, L.L. (1970).— Dominance and the niche in ecological systems. *Science* 167: 131-139.

MELLENDEZ, B. y FUSTER, J.M. (1975).— Geología. Paraninfo, Madrid.

MESERVE, P.L. (1976).— Habitat and resource utilization by rodents of a California coastal sage scrub community. *J. Anim. Ecol.* 45: 647-666.

MOLLER, H.S. (1975).— Danish salt-marsh communities of breeding birds in relation to different types of management. *Ornis Scand.* 6: 125-133.

MONTERO, J.L. y GONZALEZ, J.L. (1974).— Diagramas bioclimáticos. I.C.O.N.A., Madrid.

MOONEY, H.A. y DUNN, E.L. (1970).— Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.

MOONEY, H.A. y PARSONS, D.J. (1973).— Structure and function of the California chaparral. An example from San Dimas. pp. 83-112 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag.

MOONEY, H.A., PARSONS, D.J. y KUMMEROW, J. (1974).— Plant development in mediterranean climates. pp. 255-268 in Lieth, H. (Ed.), *Phenology and seasonality modeling*. Springer Verlag, Berlin.

MOREAU, R.E. (1952).— The place of Africa in the Palaearctic migration system. *J. Anim. Ecol.* 21: 250-271.

MOREAU, R.E. (1961).— Problems of Mediterranean-Saharan migration. *Ibis* 103: 373-427 y 580-623.

MOREAU, R.E. (1966).— The birds of Africa and its islands. Academic Press, New York.

MOREL, G. y MOREL, M.Y. (1962).— La reproduction des oiseaux dans une région semi aride: la vallée du Sénégal. *Alauda* 30: 161-203 y 241-269.

MOREL, G. y MOREL, M.Y. (1972).— Recherches écologiques sur une savane du Ferlo septentrional, Senegal: l'avifaune et son cycle annuel. *Terre et Vie* 26: 410-439.

MOREL, G. y ROUX, F. (1966).— Les migrateurs paléarctiques au Senegal. I. Non Passereaux. II. Passereaux et synthèse générale. *Terre et Vie* 20: 19-72 y 143-176.

MORISITA, M. (1959).— Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.* 3: 65-80. Ref. en Horn (1966). original no consultado.

MORSE, D.H. (1971).— The insectivorous bird as an adaptive strategy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 177-200.

MORSE, D.H. (1975).— Ecological aspects of adaptive radiation in birds. *Biol. Rev.* 50: 167-214.

MRUGASIEWICZ, A. (1974).— (Recherches quantitatives des oiseaux nicheurs des forêts de la région de Milicz). *Acta Univ. Wratislav.* 223: 15-35. En polaco, resumen en francés.

MURDOCH, W.E. (1966).— Community structure, population control, and competition, a critique. *Amer. Natur.* 100: 219-226.

MYRBERGET, S., ERIKSTAD, K.E. y SPIDSO, T.K. (1976). (The breeding bird population on Tranoy, Northern Norway). *Sterna* 15: 37-47. En noruego, resumen en inglés.

MYSTERUD, I. (1968).— Comments on the check method and mapping method as census techniques, with special regard to the problem of estimating the discovery chance. *Nytt Mag. Zool.* 16: 53-60.

NAVEH, Z. (1967).— Mediterranean ecosystems and vegetation types in California and Israel. *Ecology* 48: 445-459.

NIETHAMMER, J. (1964).— Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. *Z. f. Säugetierk.* 29: 193-220.

NIETHAMMER, J. (1970).— Über Kleinsäuger aus Portugal. *Bonn. Zool. Beitr.* 21: 89-118.

NIETHAMMER, J. y WINKING, H. (1971).— Die spanische Feldmaus (*Microtus arvalis asturianus*) Miller 1908). *Bonn. Zool. Beitr.* 22: 220-235.

NILSSON, S.G. (1974).— Methods of estimating bird population densities during the winter. *Ornis Scand.* 5: 37-46.

NILSSON, S.G. y ALERSTAM, T. (1976).— Resource division among birds in North Finnish coniferous forest in autumn. *Ornis Fenn.* 53: 15-27.

ODUM, E.P. (1950).— Bird populations of the Highlands (North Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology* 31: 587-605.

ORLOCI, L. (1975).— Multivariate analysis in vegetation research. Dr. W. Junk, La Haya.

PARK, T. (1962).— Beetles, competition, and populations. *Science* 138: 1369-1375.

PARTRIDGE, L. (1974).— Habitat selection in titmice. *Nature* 247: 573-574.

PARTRIDGE, L. (1976).— Some aspects of the morphology of Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*Parus ater*) in relation to their behaviour. *J. Zool., Lond.* 179: 121-133.

PAVLIDIS, T. (1973).— Biological oscillators: their mathematical analysis. Academic Press, New York.

PEET, R.K. (1974).— The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.

PEET, R.K. (1975).— Relative diversity indices. *Ecology* 56: 496-498.

PERRINS, C.M. (1970).— The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.

PETRUSEWICZ, K. (1967) (Ed.).— Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Polish Acad. Sciences, Varsovia.

PETRUSEWICZ, K. y MACFADYEN, A. (1970).— Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. IBP Handbook 13, Blackwell, Londres.

PIANKA, E.R. (1969).— Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology* 50: 1012-1030.

PIANKA, E.R. (1973).— The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.

PIANKA, E.R. (1974 a).— Evolutionary ecology. Harper & Row Pub., New York.

PIANKA, E.R. (1974 b).— Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2141-2145.

PIELOU, E.C. (1966 a).— Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Biol.* 10: 370-383.

PIELOU, E.C. (1966 b).— The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* 13: 131-144.

PIELOU, E.C. (1969).— An introduction to mathematical ecology. Wiley, New York.

PIELOU, E.C. (1972).— Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology* 53: 687-692.

PIELOU, E.C. (1974).— Population and community ecology: principles and methods. Gordon-Breach, New York.

PIELOU, E.C. (1975).— Ecological diversity. Wiley, New York.

PIKULA, J. (1968).— Dominance among the members of the avian synusy of forest biocoenoses. *Zool. Listy* 17: 279-293.

POUGH, R.H. (1950).— Comment faire un recensement d'oiseaux nicheurs. *Terre et Vie* 4: 203-217.

PRESTON, F.W. (1948).— The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29: 254-283.

PRESTON, F.W. (1969).— Diversity and stability in the biological world. pp. 1-12 in Woodwell, G.M. y Smith, H.H. (Eds.), Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven Symposia Biol. No. 22.

PRYS-JONES, R.P., SCHIFFERLI, L. y MACDONALD, D.W. (1974).— The use of an emetic in obtaining food samples from Passerines. *Ibis* 116: 90-94.

PURROY, F.J. (1972).— Comunidades de aves nidificantes en el bosque pirenaico de

Abeto blanco (*Abies alba* L.). Bol. Est. Cent. Ecol. Madrid 1: 41-44.

PURROY, F.J. (1974 a).— Breeding communities of birds in the beech and fir forests of the Pyrenees. Acta Ornith. 14: 294-300.

PURROY, F.J. (1974 b).— Contribución al estudio de los pinares pirenaicos. Ardeola 20: 245-261.

RAMIREZ-DIAZ, L. (1973).— Aplicación de técnicas de ordenación en ecología. Análisis en componentes principales. Publ. Dept. Ecol., Univ. Sevilla.

RATCHKE, B.J. (1976) - Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. Ecology 57: 76-87.

RAVEN, P.H. (1973).— The evolution of mediterranean floras. pp. 213-224 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), Mediterranean Type Ecosystems. Springer Verlag, Berlin.

RECHER, H.F. (1969).— Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. Amer. Natur. 103: 75-80.

REY, J.M. (1971).— Contribución al conocimiento de la musaraña enana, *Sorex minutus*, en la Península Ibérica. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.) 69: 153-160.

REY, J.M. (1972).— Sistemática y distribución del Topillo Rojo *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780 en la Península Ibérica, y descripción de una nueva subespecie: *Clethrionomys glareolus bernisi* del Sistema Ibérico. Bol. Est. Cent. Ecol. Madrid 1: 45-56.

RICHARDSON, R.H. y SMOUSE, P.E. (1975).— Ecological specialization of Hawaiian *Drosophila*. II. The community matrix, ecological complementation, and phyletic species packing. Oecologia 22: 1-13.

RIVAS GODAY, S. (1959).— Contribución al estudio de la "*Quercetea ilicis hispanica*". An. J. Bot. J. Cavanilles 17: 285-403.

RIVAS GODAY, S. (1964).— Vegetación y flórmula de la cuenca extremeña del Guadiana. Exc. Diput. Badajoz, Madrid.

RIVAS MARTINEZ, S. (1974).— La vegetación de la clase *Quercetea ilicis* en España y Portugal. An. J. Bot. J. Cavanilles 31: 205-259.

ROBINETTE, W.L., LOVELESS, C.M. y JONES, D.A. (1974).— Field tests of strip census methods. J. Wild. Managem. 38: 81-96.

ROHLF, F.J. (1974).— Methods of comparing classifications. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 101-113.

ROOT, R.B. (1967).— The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350.

ROSENZWEIG, M.L. (1975).— On continental steady states of species diversity. pp. 121-141 in Cody, M.L. y Diamond, J.M. (Eds.), Ecology and evolution of communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

ROSENZWEIG, M.L. y MACARTHUR, R.H. (1963).— Graphical representation and stability conditions of predator prey interactions. Amer. Natur. 97: 209-223.

ROSS, H.H. (1956).— A textbook of entomology. Wiley, New York.

RØV, N. (1975) — Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in western Norway. Ornis Scand. 6: 1-14.

RUTLEDGE, R.W., BASORE, B.L. y MULHOLLAND, R.J. (1976).— Ecological stability: an information theory viewpoint. J. Theoret. Biol. 57: 355-371.

SABATH, M.D. y JONES, J.M. (1973).— Measurement of niche breadth and overlap: the Colwell-Futuyma method. Ecology 54: 1143-1147.

SAGE, R.D. (1973).— Ecological convergence of the lizard faunas of the chaparral communities in Chile and California. pp. 339-348 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), Mediterranean Type Ecosystems. Springer Verlag, Berlin.

- SALE, P.F. (1974).— Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia* 17: 245-256.
- SALE, P.F. (1975).— Patterns of use of space in a guild of territorial reef fishes. *Mar. Biol.* 29: 89-97.
- SALT, R.W. (1964).— Terrestrial animals in cold: arthropods. pp. 349-356 in *Handbook of Physiology*, Vol. 4, Adaptation to the Environment. Amer. Physiol. Soc., Washington.
- SCHOENER, T.W. (1970).— Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
- SCHOENER, T.W. (1971).— Large-billed insectivorous birds: a precipitous diversity gradient. *Condor* 73: 154-161.
- SCHOENER, T.W. (1974 a).— Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *Amer. Natur.* 108: 332-340.
- SCHOENER, T.W. (1974 b).— Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SCHOENER, T.W. (1974 c).— The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 4169-4172.
- SEIERSTAD, S., SEIERSTAD, A. y MYSTERUD, I. (1969).— General outline of the standard check method for survey efficiency estimation. *Ornis Scand.* 1: 1-19.
- SEIERSTAD, S., SEIERSTAD, A. y MYSTERUD, I. (1970).— Generalization of the standard check method for survey efficiency estimation. *Ornis Scand.* 1: 1-19.
- SEN, A.R., TOURIGNY, J. y SMITH, G.E.J. (1974).— On the line transect sampling method. *Biometrics* 30: 329-340.
- SERVenty, D.L. (1971).— Biology of desert birds. pp. 287-339 in *Farner, D.S. y King, J.R. (Eds.), Avian Biology*, Vol. I. Academic Press, New York.
- SHANNON, C.E. y WEAVER, W. (1949).— The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Urbana.
- SHAPIRO, A.M. (1975).— The temporal component of butterfly species diversity. pp. 181-195 in *Cody, M.L. y Diamond, J.N. (Eds.), Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- SHORROCKS, B. (1975).— The distribution and abundance of woodland species of British *Drosophila*. *J. Anim. Ecol.* 44: 851-864.
- SIEGEL, S. (1956).— *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.
- SIMPSON, E.H. (1949).— Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- SLAGSVOLD, T. (1975).— Critical period for regulation of Great tit (*Parus major* L.) and Blue tit (*Parus caeruleus* L.) populations. *Norw. J. Zool.* 23: 67-88.
- SNEATH, P.H.A. y SOKAL, R.R. (1973).— *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classifications*. W.H. Freeman, San Francisco.
- SNOW, D.W. (1954).— The habitats of Eurasian tits (*Parus* spp.). *Ibis* 96: 565-585.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J. (1962).— The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon* 11: 33-40.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J. (1969).— *Biometry*. W.H. Freeman, San Francisco.
- SOKAL, R.R. y SNEATH, P.H.A. (1963).— *Principles of numerical taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1966).— *Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations*. Methuen, Londres.
- SPECHT, R.L. (1973).— Structure and functional response of ecosystems in the mediterranean climate of Australia. pp. 113-120 in *Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), Mediterranean Type Ecosystems*, Springer Verlag, Berlin.

STALLCUP, P.L. (1968).— Spatio-temporal relationships of Nuthatches and woodpeckers in ponderosa pine forests of Colorado. *Ecology* 49: 831-843.

ST. AMANT, J.L.S. (1970).— The detection of regulation in animal populations. *Ecology* 51: 823-828.

STEWART, R.E. y ALDRICH J.W. (1949).— Breeding bird populations in the spruce region of the central Appalachians. *Ecology* 30: 75-82.

STROUD, C.P. (1953).— An application of factor analysis to the systematics of *Kaloterpes*. *Syst. Zool.* 2: 76-92.

TAYLOR, F.G. (1974).— Phenodynamics of production in a mesic deciduous forest. pp. 237-254 in Lieth, H. (Ed), *Phenology and seasonality modeling*. Springer Verlag, Berlin.

TERBORGH, J. y FAABORG, J. (1973).— Turnover and ecological release in the avifauna of Mona Island, Puerto Rico. *Auk* 90: 759-779.

THIOLLAY, J.M. (1968).— Densités estivales d'oiseaux dans quelques milieux herbacés de Vendée. *Terre et Vie* 22: 307-320.

TOMBACK, D.F. (1975).— An emetic technique to investigate food preferences. *Auk* 92: 581-583.

TOMOFF, C.S. (1974).— Avian species diversity in desert scrub. *Ecology* 55: 396-403.

TRAMER, E.J. (1969).— Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50: 927-929.

TURCEK, F.J. (1956).— On the bird population of the spruce forest community in Slovakia. *Ibis* 98: 24-33.

ULFSTRAND, S. (1976).— Feeding niches of some passerines birds in a South Swedish coniferous plantation in winter and summer. *Ornis Scand.* 7: 21-27.

ULFSTRAND, S. (1977).— Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a South Swedish coniferous woodland. *Oecologia* 27: 23-45.

ULFSTRAND, S. y NILSSON, S.G. (1976).— Quantitative composition and foraging niches of a passerine bird guild in pine plantations in Denmark during winter. *Ornis Scand.* 7: 171-178.

VERICAD, J.R. y MEYLAN A. (1973).— Resultats de quelques piégeages de micromammifères dans le sud-est de l'Espagne. *Mammalia* 37: 333-341.

VESMANIS, I. y KAHMANN, H. (1976).— *Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen (Crocidura): 3. Ein Vorkommen der Gartenspitzmaus, Crocidura suaveolens (Pallas 1811) in der Provinz Salamanca, Spanien.* *Säugetierk. Mitt.* 24: 19-25.

VOOUS, K.H. (1960).— *Atlas of European Birds*. Nelson, Londres.

VUILLEUMIER, F. (1970).— *Insular biogeography in continental regions. The northern Andes of South America.* *Amer. Natur.* 104: 373-388.

VUILLEUMIER, F. (1973).— *Insular biogeography in continental regions. II. Cave faunas from Tessin, southern Switzerland.* *Syst. Zool.* 22: 64-76.

WALLAGE, J.T. y BADER, R.S. (1967).— Factor analysis in morphometric traits of the House Mouse. *Syst. Zool.* 16: 144-148.

WALTER, H. y LIETH, H. (1960).— *Klimadiagramm Weltatlas*. Gustav Fischer Verlag, Jena.

WEST, G.C. y DEWOLFE, B. (1974).— Populations and energetics of taiga birds near Fairbanks, Alaska. *Auk* 91: 757-775.

WHITTAKER, R.H. (1952).— A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 22: 1-44.

WHITTAKER, R.H. (1970).— *Communities and ecosystems*. Macmillan, Londres.

- WHITTAKER, R.H. (1972).— Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- WHITTAKER, R.H. LEVIN, S.A. y ROOT, R.B. (1973).— Niche, habitat and ecotope. *Amer. Natur.* 107: 321-338.
- WHITTAKER, R.H., LEVIN, S.A. y ROOT, R.B. (1975).— On the reasons for distinguishing 'Niche, habitat, and ecotope'. *Amer. Natur.* 109: 479-482.
- WIEGERT, R.G. (1974).— Litterbag studies of microarthropods populations in three South Carolina old fields. *Ecology* 55: 94-102.
- WILLIAMS, W.T. (1971).— Principles of clustering. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 303-326.
- WILLIAMSON, K. (1974).— Breeding birds in the deciduous woodlands of Mid-Argyll, Scotland. *Bird Study* 21: 29-44.
- WILLIAMSON, R. y WILLIAMSON, K. (1973).— The bird community of yew woodland at Kingley Vale, Sussex. *Brit. Birds* 66: 12-23.
- WILLSON, M.F. (1974).— Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- WILLSON, M.F. (1976).— The breeding distribution of North American migrant birds: a critique of MacArthur (1959). *Willson Bull.* 88: 582-587.
- WOODWELL, G.M. y SMITH, H.H. (1969) (Eds.).— Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Sym. Biol.* No. 22, Brookhaven Natl. Lab., Upton, New York.
- YAPP, W.P. (1956).— The theory of line transects. *Bird Study* 3: 93-104.
- YAPP, W.P. (1962).— Birds and woods. Oxford Univ. Press, Londres.
- YEATON, R.I. y CODY, M.L. (1974).— Competitive release in island Song Sparrow populations. *Theoret. Pop. Biol.* 5: 43-58.
- ZINKE, P.J. (1973).— Analogies between the soil and vegetation types of Italy, Greece, and California. pp. 61-80 in Di Castri, F. y Mooney, H.A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.
- ZOLLINGER, J.L. (1976).— Etude qualitative et quantitative des oiseaux de la forêt mixte du Sépey, Cossonay (Vaud.). *Nos Oiseaux* 33: 290-321.

RESUMEN

A pesar de lo difundido que se halla el fenómeno de la estacionalidad en las comunidades de aves y su amplio conocimiento, hasta ahora se ha ignorado reiteradamente este hecho a la hora de estudiar las relaciones estructurales en el seno de las comunidades de aves. El presente estudio constituye un intento de análisis estructural de dos comunidades de Passeriformes en un marco temporal que abarca un ciclo anual completo.

El área de estudio estuvo situada en el extremo nordeste de la provincia de Huelva, término de Higuera de la Sierra. Se eligieron dos parcelas, A y B, en las cuales la vegetación arbórea estaba integrada exclusivamente por encinas (*Quercus ilex*), existiendo diferencias entre ambas en el grado de manejo humano. Varias pequeñas parcelas suplementarias fueron elegidas para seguir la evolución anual de la entomofauna asociada con el suelo y estrato herbáceo, así como los cambios estacionales en este último. Las comunidades de Passeriformes se estudiaron mediante la realización periódica de censos y observaciones de comportamiento alimenticio. La entomofauna fue muestreada mediante trampeos periódicos, y la abundancia y calidad del estrato herbáceo se determinó por cortes de hierba en lugares predeterminados.

Las peculiares características del clima mediterráneo se ven reflejadas en la evolución temporal del estrato herbáceo y las poblaciones de insectos, ya que ambos sufren una dramática estacionalidad a lo largo del año, alternando un corto período de gran abundancia (primavera) con una prolongada fase de marcada escasez (verano y otoño).

Las comunidades de Passeriformes experimentan continuos cambios a lo largo del año que afectan a la identidad de las especies presentes, abundancia global y diversidad específica. La estructura trófica experimenta importantes cambios estacionales, si bien se mantiene un predominio numérico de las especies insectívoras (consumidores secundarios). Las comunidades se componen de un reducido grupo de especies de permanencia constante al cual se superpone en todo momento una fracción de especies temporales cuya identidad taxonómica sufre continuos e intensos cambios mensuales. Numéricamente, la comunidad está siempre dominada sin embargo por individuos de las especies constantes, los cuales constituyen alrededor del 75% del total.

El ciclo anual es internamente heterogéneo respecto a la intensidad de las transiciones cualitativas y existen tres fases bien definidas en cuanto a la composición de las comunidades (otoño-invierno, verano y primavera). La máxima inestabilidad se produce durante el verano y el período más estable es otoño-primavera. Se discuten estos aspectos en relación con la estacionalidad climática y se establecen una serie de paralelismos entre las comunidades estudiadas y las que habitan sabanas africanas, también sometidas a climas muy estacionales. Respecto a otras comunidades europeas de Passeriformes, los encinares estudiados albergan una proporción muy pequeña de migradores transaharianos. Ello puede explicarse dentro de una tendencia latitudinal a escala continental que conduce desde los elevados valores del porcentaje primaveral de inigrantes en las comunidades bo-

reales hasta las exiguas proporciones de las comunidades mediterráneas.

El reparto del espacio en el encinar por parte de las aves se hace atendiendo básicamente a la diferenciación de una serie de zonas estructurales. La dimensión "altura" no parece introducir posibilidades ulteriores de subdivisión espacial, comportándose la mayoría de las especies como "especialistas de sustrato". Tomando la media de todos los elementos individuales de solapación como una medida del grado de empaquetamiento de las especies en el empleo del espacio, los resultados revelan que esta magnitud experimenta importantes alteraciones estacionales. La coincidencia biespecífica media mensual en el uso del espacio está estrechamente correlacionada con la amplitud media de nicho, reflejando una situación en la cual el espacio ecológico disponible para el conjunto de especies parece ser limitado y experimentar pocas variaciones. Ello sugiere que los pájaros del encinar explotan el espacio de manera saturante, ocupando en cada momento todos los sectores aprovechables del mismo. Las especies temporales tienden a explotar sectores del hábitat que son sólo temporalmente productivos (suelo en primavera, insectos voladores en primavera-verano), que son nuevas regiones que se añaden al espacio ecológico previamente disponible.

Durante la mayor parte de los meses, la superposición mutua de las especies constantes es menor que la media mensual total, revelando una clara complementaridad en el uso del espacio por parte de las mismas y un detallado reparto del hábitat. La coincidencia entre constantes y temporales suele ser mayor que la media, mientras que la de las temporales entre sí acostumbra a ser menor.

La comunidad completa de pájaros no es un conjunto homogéneo de especies que evolucionan temporalmente al unísono. La sucesión estacional de la comunidad no puede comprenderse si ésta no se disgrega en unos pocos componentes homogéneos cuya evolución individual sigue un curso independiente de los demás. La aparición de estas "subcomunidades" obedece a una realidad del hábitat a una escala bastante grosera. Esta primera disgregación de la comunidad puede apreciarse en los resultados de las clasificaciones efectuadas sobre las matrices de solapación, en las que aparecen para cada mes dos o tres grupos de especies que se fusionan a niveles de similitud (solapación) muy bajos.

Mediante la utilización de modelos de simulación, se estudia el efecto de la heterogeneidad interna de las comunidades sobre las condiciones de estabilidad global. Se demuestra que la fragmentación interna de la comunidad en "gremios" de especies favorece las posibilidades de coexistencia y aumenta las probabilidades de estabilidad. En la práctica el estudio de las comunidades de Passeriformes revela que la constitución de grupos de especies depende necesariamente de una estructura diferenciada del hábitat que propicie esta disgregación de la comunidad. En último término puede por tanto concluirse que la heterogeneidad del hábitat permite la coexistencia de un mayor número de especies mediante la constitución de grupos que dan lugar a un conjunto que satisface más fácilmente las condiciones de estabilidad global por su naturaleza discontinua.

La heterogeneidad temporal del encinar está íntimamente ligada a una heterogeneidad espacial concreta y para explicar aquélla y considerar sus distintos grados es necesario primero reconocer esta última. Ello concuerda con los resultados teóricos obtenidos por diversos autores al analizar el efecto de los mosaicos espacio-temporales sobre la diversidad y estabilidad de los sistemas específicos. Las grandes posibilidades de desplazamiento de los pájaros permiten a muchas especies coexistir y subsistir como "fugitivas" aprovechando la heterogeneidad espacio-temporal del medio. Aunque el presente estudio ha observado los efectos de esta estrategia a un nivel puramente local, los resultados en el encinar destacan la importancia que tiene la heterogeneidad espacial combinada con la temporal en la configuración de las comunidades y en sus condiciones de estabilidad, verificando en gran medida las predicciones teóricas.

SUMMARY

Despite the widespread occurrence of seasonality in bird communities, it has been repeatedly ignored in the studies dealing with their structural characteristics. The present investigation attempts a structural analysis of two passerine bird communities with a temporal scope covering a full yearly cycle.

The study area was located in the northeasternmost part of the province of Huelva, near the village of Higuera de la Sierra. Two plots were chosen, vegetated by evergreen oak (*Quercus ilex*) woodlands and differing in the degree of human management in recent times. Several small, supplementary plots were also selected to monitoring seasonal changes in the arthropod fauna associated with litter and the herb layer. Changes in quantity and quality of the latter were also investigated. Passerine communities were studied by means of periodical censuses and regular foraging behaviour observations. Arthropods were regularly sampled through trapping.

The characteristic features of mediterranean climate are reflected in the temporal evolution of the herb layer and insect populations, since both are subject to a marked seasonality throughout the year; there is an alternance of a short period of great abundance (spring) an a long phase of scarcity (summer and autumn).

Passerine communities experience continuous changes throughout the year affecting the identity of component species, total abundance and species diversity. Trophic structure also changes seasonally, although insectivorous species (secondary consumers) predominate during the full yearly cycle. Communities are made of a small group of resident species on which a fraction of nonresident ones are overimposed at every time. The taxonomic identity of the latter experiences strong month-to-month changes. In number of individuals, however, the community is always dominated by resident species, which made up nearly 75 per cent of total.

The annual cycle is internally heterogeneous with respect to the intensity

of qualitative transitions, existing three well-defined phases regarding species composition (autumn-winter, summer and spring). The greatest instability occurs in summer, and the most stable period is autumn-spring. These aspects are discussed in relation to climatic seasonality, and a set of similarities are established among the study communities and those inhabiting African savannas, which are subjected to strongly seasonal climates as well. With respect to other European passerine bird communities, evergreen-oak woodlands studied contain a very small proportion of long-distance migrants. This can be explained in the context of a latitudinal trend on a continental scale. In boreal communities, the percentage of long-distance migrants in breeding communities reaches the highest values, while in southern European ones the lowest figures occur.

Habitat partitioning in the woodland takes place through the differential use of structural zones (trunks, ground, twigs, etc.) by bird species. The dimension 'height' does not appear to introduce further possibilities for spatial partitioning and most passerine species are 'substrate specialists'.

Mean feeding-site niche overlap experiences substantial month-to-month changes. Two-species overlap values are strongly correlated with mean niche breadth, suggesting that the ecological space available for the coexisting species is limited and does not change with time. This indicates that passerines exploit the space in a saturating manner, occupying in every month all profitable sectors. Nonresident species tend to exploit habitat sections which are only temporarily productive (ground in spring, flying insects in spring-summer), that is, new sectors which are added to the ecological space previously available.

During most months, mutual overlap among resident species is lower than the mean overall overlap, revealing a certain complementarity in space use and a detailed habitat partitioning pattern. Overlap between residents and nonresidents is usually higher than the overall monthly mean, while that of nonresidents among themselves is usually lower.

The passerine community is not a homogeneous entity which changes with time in a synchronous way. The seasonal succession of the community cannot be fully understood without dissecting it into smaller, homogeneous segments with independent seasonal trajectories. The existence of these 'sub-communities' corresponds roughly to the physical structure of the habitat. This dissection of the community can be appreciated in the results of classifications carried out on overlap matrices.

Simulation models were used to investigate the effects of the internal heterogeneity of communities on stability conditions. It is demonstrated that the fragmentation of the community into guilds favours the potential for coexistence and increases the chance of stability.

Apéndice 1 — Datos brutos obtenidos en los cortes de vegetación herbácea realizados en las parcelas A (con herbívoros) y F (sin ellos). \bar{x} , media para todos los cuadrados. e.s., error standard.

Fecha	No. cua- drados .	Peso fresco (grs.)		Peso seco. (grs.)		Contenido- hídrico(%)	
		\bar{x}	c.s.	\bar{x}	e.s.	\bar{x}	e.s.
<u>PARCELA A</u>							
20.04.75	6	117,1	3,9	23,2	0,4	79,2	1,3
15.05.75	5	204,8	8,7	54,5	2,0	73,0	1,2
11.06.75	5	139,6	2,4	56,1	1,2	60,1	1,4
17.07.75	5	39,0	0,5	34,4	0,4	11,6	0,8
30.08.75	5	28,5	0,3	27,0	0,3	5,2	0,4
24.09.75	5	26,9	0,8	25,1	0,8	6,9	0,4
29.10.75	5	14,9	0,4	13,4	0,3	10,4	1,1
28.11.75	4	27,4	1,9	22,9	1,0	15,7	16,3
26.02.76	4	59,9	2,1	10,6	0,4	82,3	1,9
15.03.76	4	85,6	1,3	17,3	0,2	79,4	5,4
07.04.76	4	146,4	5,0	32,6	1,0	77,6	1,5
14.05.76	4	307,8	9,4	66,1	1,8	78,4	2,5
11.06.76	4	122,5	2,2	76,6	1,4	37,3	5,8
26.06.76	4	63,5	2,1	54,8	1,9	13,9	1,4

<u>PARCELA F.</u>							
28.04.75	4	699,2	64,0	130,6	10,9	81,2	3,1
26.05.75	4	547,2	84,6	162,0	23,8	70,1	3,0
27.06.75	4	172,0	31,0	115,8	21,4	32,8	6,2
30.08.75	4	93,1	10,9	89,9	11,1	3,9	3,2
25.09.75	4	101,0	13,3	92,6	11,9	7,8	12,0
28.10.75	4	83,6	13,5	74,2	12,0	11,1	0,9
28.11.75	4	85,6	19,0	70,8	15,2	16,7	6,8
30-12-75	4	10,9	3,1	1,6	0,5	85,7	4,5
11.02.76	3	173,5	13,5	32,6	2,9	82,5	5,7
15.03.76	3	259,8	25,6	47,5	4,9	82,2	2,0
07.04.76	3	474,3	45,6	106,5	10,6	77,9	1,3
27.04.76	3	544,9	16,9	121,6	2,6	77,3	4,1
14.05.76	3	797,2	36,9	186,8	8,9	76,7	0,8
11.06.76	3	644,8	34,9	330,2	17,7	48,6	0,4
26.06.76	3	264,4	4,8	213,7	4,4	19,1	11,8

Apéndice 2.— Resumen de las capturas de artrópodos efectuadas durante el período de estudio. Las categorías taxonómicas consideradas en los análisis fueron bastante más numerosas que las consideradas aquí.

PARCELA A

MES	Aranidae	Acarina.	Collembola.	Pseudoscorpionera	Thysanoptera--noptera.	Homoptera--no Aphididae	Aphididae	Heteroptera.	Diptera -- Nematocera.	Diptera -- Brachycera	Hymenoptera -- no Formicidae	Lepidoptera	Formicidae.	Coleoptera.	Otros	Nº días x plato.
03	5	-	546	-	7	5	3	-	83	39	41	1	-	5	1	13
04	1	-	58	-	8	10	9	1	12	32	33	1	3	2	5	6
05	2	1	6	-	8	6	8	1	23	47	18	1	31	1.064	12	7
06	3	-	1	-	9	8	14	-	22	22	27	1	78	45	1	6
07	2	-	-	-	-	1	-	-	1	9	14	-	40	-	5	3
08	4	-	8	-	12	3	2	-	31	10	16	-	201	2	1	6
09	2	-	-	-	14	13	9	-	40	37	39	2	29	3	-	6
10	1	-	2	-	-	4	10	-	13	50	23	10	1	1	4	6
11	-	-	6	-	-	10	3	-	37	49	15	9	1	-	2	7
12	-	-	55	-	-	1	1	-	16	13	2	-	-	-	-	6
01	-	-	115	-	-	1	-	1	17	11	1	1	-	1	-	5
02	-	1	29	-	-	1	1	-	137	11	9	-	-	2	1	8

TABLA B

MES	Araneae	Aca- ri- na.	Colle- mbola	Phosop- tera.	Thysa- nopti- ra.	Hemiptera no Aphid- ae.	Aphidae	Heterop- tera.	Diptera - Nematode- a	Diptera - Brachycera	Hymenop- tera no- Formici- dae.	Lepidop- tera.	Formici- dae.	Collep- tera.	Otros	Nº días a plata.
03	-	-	178	-	2	-	7	-	11	18	14	1	-	2	-	2
04	4	-	58	-	3	2	40	-	60	13	22	1	16	6	-	4
05	-	-	1	-	10	1	116	1	9	9	3	-	12	290	1	2
06	-	-	5	-	21	-	65	-	24	7	18	-	121	7	-	2
07	1	1	1	-	1	-	1	-	6	3	11	-	109	5	-	2
08	1	-	-	-	105	-	3	-	4	5	15	1	131	-	-	2
09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
11	-	-	-	1	-	1	9	-	6	8	2	-	-	1	-	2
12	-	-	37	-	-	-	-	-	1	7	-	-	-	-	-	2
01	-	-	50	-	-	2	-	-	39	7	1	-	-	-	2	2
02	1	-	40	-	-	-	1	-	31	8	2	-	-	-	1	2

PARCELA C

MES	Araneae	Acarina.	Col. em bola	Psocoptera.	Thysanoptera.	Homoptera no Aphididae.	Aphidae	Heteroptera.	Diptera - Nematocera	Diptera - Brachycera	Hymenoptera no Formicidae.	Lepidoptera.	Formicidae.	Coleoptera.	Cirros	No. class x plato
03	3	-	148	-	50	1	1	-	91	185	12	3	4	12	-	6
04	8	-	17	-	463	119	36	2	67	104	28	2	-	20	-	7
05	10	-	-	-	85	8	45	32	27	51	35	1	3	231	-	4
06	3	-	50	-	54	6	115	-	50	56	33	-	20	10	3	4
07	2	-	-	-	9	2	2	2	5	3	18	-	20	2	-	2
08	2	-	-	-	14	-	6	-	21	6	20	1	13	-	-	4
09	2	-	-	-	4	7	19	1	52	15	28	5	2	4	4	4
10	-	-	-	-	-	2	6	-	9	34	18	1	1	2	1	4
11	2	-	8	-	-	9	3	-	2	29	21	-	-	1	-	4
12	2	-	2	-	-	7	2	-	7	28	7	1	-	1	-	6
01	2	-	47	-	6	1	-	-	11	10	-	-	-	4	-	3
02	1	-	6	-	7	2	-	-	98	19	8	-	-	2	-	4

PARCELA D

MES	Araneae	Acarina.	Collembola	Psocoptera.	Thysanoptera.	Homoptera no Aphididae	Aphidae	Heteroptera	Diptera-Nematocera	Diptera -- Brachycera	Hymenoptera no Formicidae	Lepidoptera.	Formicidae	Coleoptera.	Otros	Nº de especies
03	-	-	22	-	2	-	-	-	70	17	2	-	-	1	-	2
04	1	-	39	-	12	2	10	-	24	10	8	-	1	18	-	4
05	1	14	3	-	9	6	154	-	4	34	23	6	6	83	2	4
06	-	1	1	-	35	3	57	-	7	8	35	-	46	87	1	4
07	1	-	-	1	-	-	-	-	-	3	2	-	27	-	-	2
08	-	-	-	1	6	2	1	1	14	10	8	-	52	2	-	4
09	3	-	-	-	1	1	-	-	4	12	13	1	9	-	2	4
10	-	-	-	-	-	3	4	-	28	25	12	2	3	-	3	4
11	-	-	2	-	-	4	1	-	-	25	8	-	-	1	-	4
12	-	-	78	-	-	1	-	-	6	23	2	-	1	1	-	4
01	-	-	125	-	3	3	-	-	132	15	-	-	-	-	-	4
02	-	1	23	-	2	-	-	-	153	32	6	-	-	1	1	4

PARCELA E

MES	Araneae	Arachnida	Collembola	Psocoptera	Thysanoptera	Homoptera no Aphididae	Aphidae	Heteroptera	Diptera - Nematoceora	Diptera -- Brachycera	Hymenoptera no Formicidae	Lepidoptera	Formicidae	Coleoptera	Otros	Nº días x plato
03	1	1	8	-	4	1	-	-	19	12	6	1	6	-	1	3
04	-	-	7	-	8	5	1	-	6	24	-	-	28	11	4	3
05	-	-	4	-	4	-	1	2	2	14	10	2	79	104	2	3
06	4	-	1	-	9	6	1	4	16	15	18	1	39	24	1	4
07	2	1	1	-	-	1	-	2	2	1	6	-	41	1	2	3
08	2	-	-	-	3	2	1	1	6	4	15	-	9	-	-	4
09	1	-	1	-	-	1	-	1	26	19	29	3	6	-	-	4
10	-	-	1	-	-	14	2	-	5	96	7	2	18	1	5	4
11	1	-	5	-	-	6	-	-	7	16	7	1	-	1	-	4
12	-	-	4	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	4
01	-	-	7	-	-	-	-	-	18	3	-	-	-	-	-	4
02	1	1	21	-	-	1	-	-	66	9	18	-	-	-	-	4

Apéndice 3.— Distribución por tamaños de los artrópodos capturados en las cinco estaciones de trapeo. Se recogieron un total de 11.355 individuos, 58 menos que el total absoluto de capturas; estos fueron eliminados por tratarse de individuos dañados para los que las medidas no eran representativas.

MES	LONGITUD EN MILIMETROS																
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	20
03	114	780	550	100	22	27	32	11	13	11	6	4	7	3	2	3	
04	81	716	329	197	33	22	25	22	20	10	3	5	6	3	6	4	
05	36	405	245	72	29	58	76	12	16	888	882	10	5	4	4	6	
06	83	414	247	47	28	88	107	19	22	98	114	22	22	8	-	2	
07	17	52	21	8	6	25	59	26	19	40	30	26	27	10	6	-	
08	15	219	122	16	24	84	196	47	30	25	24	15	16	1	2	-	
09	56	165	61	26	35	55	29	10	11	10	4	1	2	1	3	3	
10	42	145	112	54	14	19	15	4	4	3	3	-	1	1	4	3	
11	40	76	58	37	61	10	18	11	4	-	2	1	1	2	-	-	
12	114	89	49	14	21	5	9	4	1	-	-	-	-	-	1	-	
01	97	281	138	40	54	8	7	5	-	-	-	-	-	-	-	-	
02	23	147	293	105	119	17	12	10	4	1	6	6	2	7	5	-	
TOTAL:	718	3,489	2,225	716	446	418	585	181	144	1,086	1,074	90	89	40	33	21	

1/ΣP_i²

3,031

3,281

4,178

6,102

10,881

6,121

5,541

4,596

6,278

3,915

3,542

4,280

Apéndice 4.— Resumen del método de Colwell-Futuyma para el cálculo de coeficientes de solapación y amplitud de nichos (COLWELL y FUTUYMA 1971).

El método consta esencialmente de tres fases sucesivas: cálculo de los factores de carga para cada uno de los recursos, generalización de la matriz inicial de acuerdo con los factores de carga obtenidos y cálculo final de las medidas de amplitud y solapación a partir de la matriz generalizada.

1.— Cálculo de los factores de carga.

Definamos como "matriz de recursos" la tabla formada usando especies como filas y estados de recurso como columnas. Cada elemento de dicha matriz, N_{ij} , será el número de individuos (u observaciones) de la especie i asociado con el recurso j . El número total de individuos de la especie i (total de la fila) lo llamaremos Y_i y el número total de individuos de todas las especies combinadas para el recurso j se denomina X_j . El número total de individuos en la matriz será Z . El número de filas (especies) será s y el de recursos (columnas) será r . Esta notación la resumimos a continuación en la siguiente tabla.

		R e c u r s o s								
Especies	N_{11}	•	•	•	N_{1j}	•	•	•	N_{1r}	Y_1
	•				•				•	•
	N_{i1}	•	•	•	N_{ij}	•	•	•	N_{ir}	Y_i
	•				•				•	•
	N_{s1}	•	•	•	N_{sj}	•	•	•	N_{sr}	Y_s
<hr/>										
	X_1	•	•	•	X_j	•	•	•	X_r	Z

A partir de esta matriz de datos brutos iniciales se obtiene la distribución de probabilidad conjunta de especies y recursos:

$$\pi_{ij} = \frac{N_{ij}}{Z}$$

siendo π_{ij} un estimador de la probabilidad que un individuo elegido al azar sea de la especie i y esté asociado con el recurso j .

Se definen ahora las probabilidades condicionales parciales:

$$p_{ij} = \frac{N_{ij}}{Y_i} \quad , \quad q_{ij} = \frac{N_{ij}}{X_j}$$

$$P_j = \frac{X_j}{Z} \quad , \quad Q_i = \frac{Y_i}{Z}$$

las cuales cumplen obviamente

$$\sum_i \sum_j \pi_{ij} = \sum_j p_{ij} = \sum_i q_{ij} = \sum_j P_j = \sum_i Q_i = 1$$

Para obtener los factores de carga de cada estado de recurso comenzamos por definir la función de información respecto a recursos y especies, las cuales son respectivamente:

$$H(X) = - \sum_j P_j \log P_j ; \quad H(Y) = - \sum_i Q_i \log Q_i$$

que revelan la incertidumbre con respecto a recurso y especie de cada uno de los Z individuos. La incertidumbre global es medida por

$$H(XY) = - \sum_i \sum_j \pi_{ij} \log \pi_{ij} \quad (1)$$

El cálculo de los factores de carga se basa en la determinación de la heterogeneidad total de la matriz con respecto a recursos y de la contribución de cada uno de ellos a esta heterogeneidad. Si la homogeneidad fuese completa ($q_{ij} = Q_i$ para todo i, j) tendríamos $\pi_{ij} = Q_i P_j$ y en este caso límite se cumpliría

$$H(XY) = H(Y) + H(X)$$

como se deduce fácilmente de (1). Si existe heterogeneidad, la relación será

$$H(XY) < H(Y) + H(X) \quad (2)$$

ya que la incertidumbre total se reduce cuando existe alguna dependencia entre las Y_i y X_j . Conociendo las abundancias relativas de las especies (Y_i), la incertidumbre se reduce en $H(Y)$ y el resto lo denominamos

$$H_Y(X) = H(XY) - H(Y) \quad (3)$$

que se demuestra (COLWELL y FUTUYMA 1971) que cumple

$$H_Y(X) = - \sum_i \sum_j \pi_{ij} \log p_{ij}$$

Cuando la distribución de los individuos entre los recursos difiere de unas especies a otras, las distribuciones de X e Y no son independientes y según (2) y (3) obtenemos: $H_Y(X) < H(X)$. Una medida de desviación de la independencia vendría dada por

$$m(X) = H(X) - H_Y(X) \quad (4)$$

la cual se halla comprendida entre cero (completa homogeneidad) y $H(X)$ (completa heterogeneidad). Una medida standarizada de heterogeneidad de los estados de recursos sería

$$M(X) = \frac{m(X)}{H(X)} = \frac{H(X) - H_Y(X)}{H(X)} = 1 - \frac{H_Y(X)}{H(X)} \quad (5)$$

que estaría comprendida entre 0 y 1 y no depende ni del número de recursos ni de los totales marginales X_j . Repartiendo $M(X)$ entre los diversos recursos

$$M_j(x) = (\sum_i \pi_{ij} \log p_{ij} - P_j \log P_j) / H(X)$$

obtenemos el grado de individualidad del recurso j en la matriz, de modo que $\sum_j M_j(X) = M(X)$. Finalmente, definimos los factores de carga para cada recurso

$$\text{Absoluto: } \partial_j = M_j(X)$$

$$\text{Relativo: } d_j = \frac{\partial_j}{M(X)} = \frac{M_j(X)}{\sum_j M_j(X)}$$

Evidentemente ha de cumplirse que $\sum_j d_j = 1$ y $\sum_j \partial_j = M(X)$.

2.— *Extensión de la matriz inicial*

Las medidas de amplitud y solapación simples descritas en el texto serían buenos estimadores en una matriz que poseyese todos sus estados de recurso igualmente individualizados y con igual importancia. Esto podría lograrse añadiendo a la matriz original nuevas columnas (estados de recurso) a los estados más individualizados, de modo que estos fueran menos diferentes del resto en la matriz final.

Escogiendo un número k suficientemente grande y extendiendo la matriz original de r estados de recursos hasta una matriz con k estados puede conseguirse esto, estando cada estado de recurso original representado $d_j k$ veces en la nueva matriz. En ésta, definimos Y_i como la suma de los individuos u observaciones de la especie i

$$Y_i = \sum_j d_j k N_{ij}$$

siendo las nuevas probabilidades condicionales

$$p_{ij} = \frac{N_{ij}}{Y_i}$$

Estos valores de p_{ij} serán finalmente los empleados en los cálculos de amplitud y solapación.

3.— *Cálculo de amplitud y solapación.*

La amplitud viene dada por

$$B_i = - \sum_j d_j k (p_{ij} \log p_{ij}),$$

comprendida entre 0 y $\log K$, por lo que para standarizarla hemos de calcular

$$B'_i = - \frac{k}{\log k} \sum_j d_j (p_{ij} \log p_{ij})$$

Esta ha sido la expresión que hemos empleado en los cálculos del presente trabajo.

Para calcular la solapación entre las especies i, h hemos empleado como base la expresión de SCHOENER (1970), introduciendo las modificaciones necesarias para aplicarla a la matriz extendida

$$G_{ih} = 1 - 1/2 \sum_j d_j k |p_{ij} - p_{hj}|$$

Apéndice 5.— Evolución anual en el modo de utilizar el habitat por seis especies de presencia constante. En cada mes se expresan los porcentajes del total de segundos de observación que la especie fue registrada en cada zona estructural del habitat.

PARCELA A

P. caeruleus

	<u>03</u>	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>
SUE	-	-	0,9	0,9	0,1	1,4	-	1,6	1,7	7,6	0,5	-
MAT	-	0,9	12,8	14,6	5,3	-	5,1	6,1	0,9	-	2,3	-
TA	2,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TBI	10,0	0,5	1,8	1,7	1,8	4,3	-	-	2,1	0,9	7,0	1,9
TBE	3,8	0,2	13,3	1,4	19,3	11,7	-	6,8	11,8	2,8	21,0	8,2
TCI	28,1	14,0	43,9	36,6	36,3	21,6	7,3	20,1	44,4	34,9	22,6	45,6
TCE	55,3	84,4	27,3	44,7	37,1	60,9	87,4	65,3	39,0	53,7	46,6	44,3
AIR	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2					

P. cristatus

	<u>03</u>	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>
SUE	15,4	-	-	6,6	-	4,7	-	-	-	-	-	-
MAT	15,4	-	3,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TA	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TBI	15,4	40,8	13,2	7,4	14,2	0,9	-	6,2	-	6,7	-	3,4
TBE	-	4,5	9,3	46,9	61,3	43,9	-	30,8	-	18,8	-	51,0
TCI	49,1	34,5	64,4	38,3	24,5	29,5	30,0	63,0	-	57,0	50,7	45,6
TCE	3,3	2,4	10,0	-	-	21,0	70,0	10,6	-	17,5	49,3	-
AIR	-	-	-	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-

P. major

	<u>03</u>	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>
SUE	71,6	71,9	94,3	31,6	27,9	11,0	-	36,0	-	26,7	11,3	33,4
MAT	28,4	7,6	-	43,7	28,9	2,2	-	-	-	11,3	-	23,5
TA	-	-	-	-	-	-	-	0,6	-	-	-	-
TBI	-	-	-	-	3,0	-	-	-	27,8	-	4,6	11,7
TBE	-	4,2	-	-	18,8	68,4	-	26,9	31,3	16,0	5,8	-
TCI	-	14,5	5,7	21,0	17,4	18,4	-	36,5	40,9	42,9	51,7	31,3
TCE	-	1,8	-	3,7	3,3	-	-	-	-	3,1	26,6	-
AIR	-	-	-	-	0,6	-	-	-	-	-	-	-

S. europaea

	<u>03</u>	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>
SUE	-	-	-	9,8	-	0,3	6,7	-	-	4,9	-	-
MAT	-	-	-	-	27,8	-	-	-	-	2,0	-	-
TA	-	8,1	23,8	11,8	10,9	1,2	7,3	-	-	7,4	21,9	-
TBI	26,0	90,2	37,1	63,9	38,4	58,5	37,4	33,5	-	60,1	60,1	34,1
TBE	21,9	-	37,8	8,1	21,7	38,4	17,7	31,3	-	15,4	11,9	56,2
TCI	42,8	1,7	1,3	4,9	1,0	1,2	16,3	32,6	-	7,2	6,0	9,7
TCI:	9,2	-	-	-	-	0,5	14,6	2,6	-	3,0	-	-
ATR	-	-	-	1,5	0,1	-	-	-	-	-	-	-

	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02
SUF	-	-	-	-	-	-	0,2	1,3	-	6,2	1,1	-
MAT	-	-	-	2,6	-	-	-	-	-	-	-	-
TA	-	6,4	21,1	22,7	40,8	13,2	34,0	29,8	7,1	18,4	89,9	28,9
TBI	-	45,2	57,9	66,4	55,2	57,8	45,9	39,0	27,4	56,8	5,8	56,3
TBE	-	12,9	18,2	7,3	4,0	28,4	19,4	29,9	64,0	18,6	3,2	14,1
TCI	-	35,5	2,8	0,3	-	-	0,6	-	1,5	-	-	0,7
TCE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AIR	-	-	-	0,7	-	-	-	-	-	-	-	-

[illegible]

PARCELA BP. caeruleus

	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>	<u>03</u>
SUE	-	6,3	-	-	0,6	0,9	-	-	9,6	-	1,7	0,9
MAT	-	0,6	-	-	-	-	-	-	0,8	-	-	21,2
TA	-	-	-	-	-	-	1,8	-	-	-	0,6	0,5
TBI	-	1,9	0,4	-	1,9	-	7,7	3,0	3,0	9,5	10,2	2,8
TBE	2,5	1,5	3,9	-	11,5	1,5	24,9	4,7	6,0	4,2	2,5	10,1
TCI	13,6	39,2	40,6	-	35,1	9,0	34,7	29,2	23,9	33,0	49,3	33,1
TCE	83,9	50,2	55,0	-	50,9	88,7	30,8	63,1	56,7	53,3	35,8	31,4
AIR	-	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

P. cristatus

	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>	<u>03</u>
SUE	-	1,3	-	-	-	7,3	-	17,2	9,6	-	-	84,7
MAT	-	-	-	-	-	-	-	-	3,0	-	-	-
TA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TBI	-	26,0	10,3	-	-	13,5	-	-	-	4,3	1,2	-
TBE	-	3,1	64,1	-	-	62,3	43,0	66,8	56,9	4,3	2,4	-
TCI	-	42,0	23,7	-	-	4,2	57,0	15,9	28,9	91,4	84,1	15,3
TCE	-	27,7	2,0	-	-	12,4	-	-	1,5	-	12,2	-
AIR	-	-	-	-	-	0,3	-	-	-	-	-	-

S. europaea

	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>	<u>03</u>
SUE	-	-	-	-	0,2	-	0,7	-	5,0	-	-	-
MAT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24,8	-	-
TA	-	13,0	11,6	-	48,8	8,1	9,9	6,8	15,4	4,4	1,6	1,6
TBI	52,3	65,6	40,3	-	32,5	40,6	36,8	90,0	49,8	65,7	61,0	59,1
TBE	15,7	-	33,2	-	14,3	50,6	42,4	1,7	28,1	-	20,9	19,5
TCI	32,0	20,8	9,7	-	3,2	-	6,6	1,5	-	5,1	16,5	1,4
TCE	-	-	4,3	-	-	-	3,6	-	-	-	-	-
AIR	-	0,6	0,9	-	-	0,8	-	-	1,7	-	-	-

[illegible]

PARCELA B (Cont.)

Al. catulatus

	<u>04</u>	<u>05</u>	<u>06</u>	<u>07</u>	<u>08</u>	<u>09</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>01</u>	<u>02</u>	<u>03</u>
SUE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MAT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T8I	-	-	2,7	-	-	-	-	4,1	-	-	-	-
TBE	-	10,4	17,5	-	-	-	-	7,4	-	-	18,5	0,3
TCL	100,-	87,6	75,0	-	-	-	100,0	88,4	-	-	80,4	77,2
TCE	-	1,9	4,8	-	-	-	-	-	-	-	1,2	14,8
AIK	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Apéndice 6. Parcela A, matrices mensuales de solapación en el uso del espacio. Las matrices completas recogen simultáneamente los valores de superposición en altura (mitad inferior izquierda) y zonas estructurales (mitad superior derecha). Las semimatrices expresan la superposición para el hábitat considerado globalmente. Las abreviaturas por las que se designan las especies son las que se presentan en la Tabla 28.

MARZO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.358	.000	.485	.328	.832	.240	.292	.000	.140
2 P.cr.	.467		.440	.558	.409	.422	.478	.416	.349	.489
3 P.ma.	.003	.535		.000	.672	.168	.640	.707	.907	.860
4 S.eu.	.710	.465	.000		.157	.353	.263	.166	.000	.140
5 F.co.	.154	.631	.809	.190		.492	.758	.947	.667	.686
6 S.at.	.803	.650	.185	.713	.328		.381	.460	.168	.307
7 E.ru.	.088	.555	.865	.079	.888	.252		.760	.546	.546
8 P.co.	.258	.789	.742	.256	.827	.444	.750		.707	.739
9 T.mr.	.060	.593	.940	.060	.856	.246	.862	.802		.860
10 S.se.	.102	.601	.898	.102	.908	.287	.916	.798	.932	

ABRIL.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>13</u>
1 P.ca.		.407	.093	.019	.549	.079	.00	.102	.331	.003	.003	.332	.980
2 P.cr.	.888		.096	.402	.412	.671	.00	.383	.531	.015	.039	.339	.423
3 P.ma.	.066	.089		.016	.510	.078	.897	.091	.098	.902	.002	.723	.091
4 S.eu.	.603	.482	.093		.036	.600	.00	.016	.016	.007	.035	.016	.016
5 F.co.	.368	.310	.670	.358		.084	.479	.165	.313	.441	.453	.765	.546
6 C.br.	.926	.899	.041	.563	.310		.00	.384	.384	.023	.039	.046	.095
7 G.th.	.027	.000	.955	.048	.634	.000		.000	.000	.977	.961	.661	.000
8 S.bo.	.900	.938	.039	.534	.310	.951	.000		.842	.000	.000	.145	.200
9 A.ca.	.856	.752	.199	.599	.473	.836	.164	.814		.000	.000	.293	.349
10 T.mr.	.029	.002	.959	.064	.636	.017	.983	.002	.165		.972	.669	.000
11 T.vi.	.036	.009	.966	.058	.643	.009	.937	.009	.173	.985		.666	.000
12 S.se.	.225	.198	.840	.246	.829	.198	.802	.198	.359	.804	.811		.331
	.819	.855	.041	.571	.310	.668	.000	.855	.707	.015	.009	.198	

MAYO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>13</u>
1 P.ca.	.757	.065	.109	.556	.130	.023	.039	.030	.852	.442	.673	.002	
2 P.cr.	.734		.032	.185	.522	.206	.000	.017	.008	.802	.475	.577	.002
3 P.ma.	.310	.105		.023	.499	.032	.968	.968	.968	.032	.032	.078	.002
4 S.eu.	.663	.857	.119		.077	.808	.000	.025	.008	.038	.426	.301	.002
5 F.co.	.654	.449	.653	.382		.094	.467	.468	.474	.498	.333	.469	.002
6 C.br.	.709	.892	.117	.796	.464		.000	.025	.008	.059	.228	.302	.002
7 G.th.	.292	.007	.982	.101	.635	.099		.975	.982	.000	.000	.046	.002
8 T.mr.	.307	.102	.985	.118	.648	.117	.982		.977	.002	.025	.071	.002
9 T.vi.	.301	.096	.982	.110	.644	.108	.991	.990		.008	.008	.053	.002
10 S.se.	.650	.710	.008	.636	.362	.652	.000	.010	.009		.316	.577	.002
11 Mat.	.807	.759	.298	.812	.637	.701	.282	.299	.291	.618		.693	.231
12 P.ph.	.526	.552	.234	.531	.474	.595	.234	.249	.243	.263	.595		.188
13 W.da.	.187	.126	.018	.042	.126	.174	.000	.003	.000	.204	.016	.002	

MAYO.

[illegible]

JUNIO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>
1 P.ca.		.344	.297	.001	.150	.010	.001	.060	.293	.020	.135	.020
2 P.cr.	.767		.295	.004	.000	.120	.12	.495	.251	.125	.200	.125
3 P.ma.	.227	.207		.166	.777	.110	.01	.044	.916	.619	.665	.619
4 S.eu.	.777	.824	.275		.257	.150	.87	.072	.205	.156	.270	.156
5 F.co.	.325	.264	.848	.333		.710	.034	.186	.758	.713	.713	.719
6 T.me.	.164	.104	.897	.172	.877		.000	.000	.644	1.000	.835	1.000
7 C.br.	.342	.554	.210	.857	.216	.097		.082	.000	.000	.075	.000
8 M.st.	.192	.132	.495	.306	.470	.467	.447		.045	.000	.000	.000
9 S.ho.	.315	.267	.897	.337	.844	.834	.263	.498		.044	.730	.644
10 S.un.	.164	.104	.897	.172	.877	1.000	.037	.467	.834		.735	1.000
11 C.ca.	.217	.153	.352	.254	.844	.318	.173	.499	.873	.918		.835
12 G.th.	.164	.104	.897	.172	.877	1.000	.037	.467	.834	1.000	.918	

JULIO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.438	.348	.253	.181	.055	.003	.067	.399	.003
2 P.cr.	.911		.286	.395	.178	.223	.000	.064	.734	.000
3 P.ma.	.167	.143		.330	.677	.061	.528	.592	.360	.528
4 S.eu.	.448	.384	.642		.075	.634	.000	.064	.202	.000
5 F.co.	.159	.156	.924	.608		.026	.822	.848	.248	.822
6 C.br.	.378	.317	.462	.723	.427		.000	.050	.031	.000
7 G.th.	.004	.000	.811	.453	.844	.292		.936	.078	1.000
8 T.mr.	.043	.039	.849	.491	.859	.330	.951		.122	.936
9 L.se.	.630	.599	.288	.524	.254	.601	.039	.138		.078
10 L.ar.	.004	.000	.811	.453	.844	.292	1.000	.961	.099	

AGOSTO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>13</u>	<u>14</u>
1 P.ca.		.552	.217	.142	.225	.243	.132	.127	.001	.868	.847	.830	.007	.007
2 P.cr .637			.606	.407	.327	.330	.446	.439	.000	.517	.425	.393	.031	.031
3 P.ma .800		.672		.350	.314	.253	.730	.772	.800	.148	.899	.057	.083	.083
4 S.eu. .721		.691	.615		.316	.160	.548	.417	.000	.016	.027	.039	.002	.002
5 C.br .545		.694	.541	.776		.157	.430	.359	.008	.000	.010	.031	.000	.000
6 A.ca .611		.756	.605	.742	.780		.152	.149	.000	.190	.095	.080	.000	.000
7 F.hy .113		.473	.281	.344	.559	.477		.846	.005	.000	.015	.028	.010	.010
8 M.st .185		.480	.177	.396	.620	.534	.701		.038	.000	.014	.032	.007	.007
9 H.ru .233		.237	.212	.256	.154	.212	.000	.000		.000	.001	.009	.000	.000
10 S.ca .666		.533	.712	.497	.324	.518	.000	.052	.212		.896	.868	.000	.000
11 P.tr .926		.681	.790	.783	.585	.641	.153	.205	.256	.646		.958	.007	.003
12 P.bo .673		.551	.719	.504	.401	.586	.048	.100	.212	.952	.653		.000	.000
13 T.mr .020		.082	.174	.004	.074	.000	.189	.038	.000	.000	.030	.000		1.000
14 G.th .021		.082	.174	.004	.074	.000	.189	.038	.000	.000	.030	.000	1.000	

SEPTIEMBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>
1 P.ca.		.255	.003	.121	.001	.879	.950	.000	.925	.000	.000	.000
2 S.eu.	.679		.614	.075	.000	.340	.302	.079	.313	.209	.079	.079
3 C.br.	.448	.698		.302	.000	.030	.007	.002	.003	.255	.002	.002
4 F.hy.	.358	.568	.773		.014	.083	.057	.067	.057	.870	.067	.067
5 H.ru.	.000	.000	.000	.000		.005	.000	.000	.000	.000	.000	.000
6 P.tr.	.758	.651	.640	.464	.000		.917	.002	.948	.014	.002	.002
7 P.co.	.695	.774	.725	.497	.000	.783		.000	.966	.000	.000	.000
8 L.ar.	.075	.190	.203	.287	.000	.024	.161		.000	.000	1 .000	1 .000
9 P.cr.	.747	.465	.332	.222	.000	.639	.570	.000		.000	.000	.000
10 P.ma.	.638	.514	.403	.314	.000	.644	.569	.000	.647		.000	.000
11 G.th.	.075	.190	.203	.287	.000	.024	.161	1 .000	.000	.000		1 .000
12 T.mar.	.075	.190	.203	.287	.000	.024	.161	1 .000	.000	.000	1 .000	

OCTUBRE.

1	1.0000	.141	.153	.136	.041	.031	.086	.565	.842
2		1.0000	.442	.625	.301	.192	.213	.532	.213
3			1.0000	.218	.570	.115	.505	.317	.170
4				1.0000	.160	.210	.106	.410	.237
5					1.0000	.421	.677	.057	.000
6						1.0000	.429	.001	.000
7							1.0000	.057	.006
8								1.0000	.627
9									1.0000

OCTUBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>
1 P.ca.		.154	.173	.217	.177	.047	.251	.658	.937
2 P.cr.	.651		.663	.774	.471	.350	.540	.467	.159
3 P.ma.	.447	.520		.531	.672	.283	.610	.398	.159
4 S.eu.	.802	.844	.426		.408	.521	.687	.385	.712
5 F.co.	.153	.338	.555	.228		.307	.642	.145	.145
6 C.br.	.370	.432	.545	.311	.584		.472	.005	.000
7 E.ru.	.156	.229	.540	.112	.743	.759		.255	.220
8 P.co.	.876	.729	.396	.880	.159	.295	.082		.692
9 P.tr.	.843	.648	.377	.804	.087	.268	.069	.811	

NOVIEMBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>
1 P.ca.		.503	.398	.521	.833	.703	.165	.028
2 P.ma.	.655		.297	.768	.401	.520	.623	.000
3 F.co.	.455	.391		.468	.501	.387	.919	.618
4 E.ru.	.419	.496	.601		.577	.509	.525	.131
5 P.co.	.502	.319	.661	.705		.607	.149	.145
6 R.ig.	.879	.713	.433	.454	.531		.165	.021
7 C.br.	.423	.448	.397	.643	.694	.451		.080
8 T.mr.	.043	.000	.565	.322	.358	.020	.087	

NOVIEMBRE.

1	1.000	.474	.399	.400	.410	.710	.113	.038
2		1.000	.340	.314	.091	.514	.053	.000
3			1.000	.448	.323	.378	.024	.633
4				1.000	.425	.415	.146	.230
5					1.000	.448	.071	.235
6						1.000	.083	.028
7							1.000	.000
8								1.000

DICIEMBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.532	.339	.138	.259	.080	.920	.211	.859	.338
2 P.cr.	.737		.572	.277	.236	.228	.465	.384	.648	.469
3 P.ma.	.432	.215		.192	.596	.149	.310	.463	.402	.325
4 S.eu.	.749	.566	.607		.073	.922	.125	.565	.074	.192
5 F.co.	.333	.168	.692	.389		.051	.138	.314	.236	.566
6 C.br.	.589	.411	.676	.840	.435		.060	.557	.003	.149
7 P.co.	.819	.612	.530	.723	.509	.609		.189	.332	.301
8 E.ru.	.426	.203	.768	.624	.459	.747	.524		.119	.463
9 R.ig.	.690	.871	.168	.519	.168	.364	.536	.162		.274
10 S.me.	.365	.200	.713	.421	.968	.468	.541	.485	.260	

ENERO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.837	.628	.166	.279	.061	.379	.387	.233	.754
2 P.cr.	.463		.757	.162	.395	.000	.571	.506	.096	.695
3 P.ma.	.307	.656		.120	.546	.060	.624	.616	.287	.496
4 S.eu.	.376	.703	.861		.104	.345	.052	.133	.222	.062
5 F.co.	.506	.518	.558	.512		.021	.335	.415	.685	.136
6 C.br.	.068	.055	.354	.245	.431		.000	.055	.093	.012
7 A.ca.	.857	.381	.185	.254	.433	.000		.915	.096	.267
8 R.ig.	.744	.619	.502	.550	.676	.161	.622		.166	.202
9 E.ru.	.181	.299	.544	.443	.559	.755	.072	.300		.136
10 P.co.	.837	.342	.197	.266	.445	.051	.949	.634	.084	

FEBRERO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.500	.333	.193	.517	.109	.411	.646	.296	.000
2 P.cr.	.799		.344	.672	.416	.254	.432	.416	.781	.000
3 P.ma.	.079	.074		.185	.321	.101	.355	.321	.404	.449
4 S.eu.	.966	.773	.082		.094	.491	.128	.094	.757	.000
5 F.co.	.573	.489	.181	.567		.010	.884	.871	.197	.000
6 C.br.	.270	.412	.279	.264	.221		.044	.010	.308	.000
7 A.ca.	.803	.825	.082	.801	.527	.245		.755	.231	.000
8 R.ig.	.647	.563	.029	.640	.840	.160	.601		.197	.000
9 E.ru.	.389	.531	.360	.363	.303	.745	.365	.217		.059
10 T.mr.	.000	.000	.809	.000	.160	.088	.000	.000	.224	

Apéndice 7.— Parcela B, matrices mensuales de solapación en el uso del espacio. Las matrices completas recogen simultáneamente los valores de superposición en altura (mitad inferior izquierda) y zonas estructurales (mitad superior derecha). Las semimatrices expresan la superposición para el habitat considerado globalmente. Las abreviaturas por las que se designan las especies son las que se presentan en la Tabla 28.

ADRT L.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>
1 P.ca.		.0000	.0096	.330	.0008	.0000	.0887
2 P.ma.	.0000		.0010	.249	.0000	1.0000	.0000
3 S.eu.	.807	.0000		.351	.659	.0000	.341
4 F.co.	.551	.427	.524		.010	.249	.407
5 C.br.	.807	.055	.863	.625		.0000	.0000
6 T.mr.	.0000	1.0000	.0000	.427	.055		.0000
7 A.ca.	.606	.0000	.425	.472	.470	.0000	

ABRIL.

1	.000	.014	.275	.005	.000	.101
2		.000	.380	.000	1.000	.000
3			.031	.558	.000	.000
4				.005	.380	.416
5					.000	.000
6						.000

MAYO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.710	.117	.206	.408	.021	.344	.100	.099	.102
2 P.cr.	.630		.040	.445	.517	.264	.405	.023	.022	.029
3 P.ma.	.171	.047		.017	.710	.000	.017	.375	.972	.962
4 S.eu.	.678	.459	.020		.207	.456	.100	.000	.000	.000
5 F.co.	.390	.193	.781	.233		.013	.286	.696	.696	.696
6 C.br.	.499	.557	.148	.402	.307		.003	.001	.000	.030
7 A.ca.	.820	.703	.011	.716	.200	.356		.001	.000	.029
8 T.mr.	.161	.137	.389	.010	.701	.138	.001		.997	.962
9 S.se.	.150	.036	.983	.009	.770	.137	.000	.999		.962
10 S.un.	.237	.112	.924	.086	.806	.213	.076	.925	.924	

JUNIO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>
1 P.ca.		.286	.159	.096	.067	.441	.000	.000
2 P.cr.	.681		.520	.096	.266	.458	.000	.000
3 S.eu.	.828	.689		.096	.714	.332	.000	.014
4 F.co.	.051	.051	.057		.052	.096	.904	.000
5 C.br.	.673	.579	.826	.121		.144	.000	.003
6 A.ca.	.891	.790	.837	.051	.663		.000	.000
7 T.mr.	.000	.000	.000	.943	.063	.000		.000
8 H.ru.	.209	.100	.205	.051	.257	.195	.000	

JUNIO.

1	.252	.216	.046	.002	.439	.000	.000
2		.386	.046	.232	.325	.000	.000
3			.046	.652	.281	.000	.000
4				.047	.046	.953	.000
5					.184	.000	.001
6						.000	.000
7							.000

AGOSTO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.108	.068	.014	.010	.176	.051	.000	.322	.00
2 S.eu.	.356		.103	.870	.023	.469	.933	.000	.087	.00
3 F.co.	.024	.488		.000	.912	.161	.859	.000	.060	.00
4 C.br.	.066	.708	.485		.000	.339	.043	.000	.800	.00
5 L.ar.	.007	.406	.918	.403		.073	.830	.000	.000	.00
6 L.se.	.337	.714	.318	.487	.261		.200	.000	.230	.00
7 T.mr.	.022	.456	.960	.454	.949	.278		.000	.127	.00
8 H.ru.	.617	.426	.016	.147	.000	.444	.014		.000	1.00
9 S.ho.	.139	.683	.764	.608	.727	.435	.771	.174		.00
10 D.ur.	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.239	.000	

SEPTIEMBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>
1 P.ca.		.196	.004	.000	.974	.751	.339	.017	.777	.000
2 P.cr.	.179		.728	.088	.201	.249	.763	.428	.213	.003
3 S.eu.	.603	.564		.355	.054	.074	.637	.491	.038	.008
4 C.br.	.289	.736	.619		.000	.026	.080	.182	.000	.000
5 M.st.	.760	.346	.750	.477		.737	.385	.046	.769	.044
6 S.ca.	.947	.157	.588	.275	.746		.396	.067	.953	.006
7 F.hy.	.327	.833	.709	.714	.467	.304		.345	.381	.041
8 T.mr.	.089	.296	.166	.361	.257	.067	.173		.032	.000
9 P.tr.	.972	.200	.629	.315	.786	.928	.346	.115		.028
10 H.ru.	.010	.007	.001	.000	.000	.000	.019	.000	.002	

OCTUBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>
1 P.ca.		.601	.419	.315	.305	.450	.725	.605	.045	.390	.588
2 P.cr.	.725		.455	.315	.259	.510	.397	.787	.026	.639	.639
3 S.eu.	.416	.567		.109	.679	.501	.158	.291	.050	.094	.143
4 F.co.	.078	.103	.308		.090	.607	.367	.315	.711	.315	.315
5 C.br.	.538	.674	.835	.243		.410	.086	.178	.108	.000	.034
6 E.ru.	.102	.362	.453	.691	.391		.234	.330	.470	.181	.182
7 P.co.	.758	.777	.659	.233	.780	.285		.463	.078	.397	.603
8 R.ig.	.916	.741	.500	.094	.621	.118	.833		.026	.786	.841
9 T.mr.	.044	.044	.225	.891	.180	.585	.174	.044		.026	.026
10 A.ca.	.863	.592	.270	.043	.391	.064	.611	.770	.044		.775
11 S.me.	.461	.692	.693	.358	.716	.574	.644	.477	.300	.421	

NOVIEMBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>
1 P.ca.		.235	.060	.164	.093	.257	.605	.424	.332	.000	.000
2 P.cr.	.334		.026	.164	.109	.569	.251	.225	.267	.900	.000
3 S.eu.	.355	.866		.020	.383	.180	.026	.051	.078	.000	.900
4 F.co.	.088	.098	.098		.026	.366	.192	.164	.164	.836	.836
5 C.br.	.114	.134	.169	.851		.291	.075	.074	.144	.000	.000
6 E.ru.	.175	.196	.330	.572	.721		.257	.238	.278	.206	.206
7 P.co.	.339	.877	.913	.133	.191	.319		.761	.676	.018	.918
8 R.ig.	.334	.947	.821	.098	.134	.183	.864		.889	.000	.000
9 A.ca.	.334	.857	.731	.098	.133	.169	.783	.910		.000	.000
10 L.ar.	.000	.000	.000	.902	.765	.498	.036	.000	.000		1.900
11 T.mr.	.000	.000	.000	.902	.765	.498	.036	.000	.000	1.900	

DICIEMBRE.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>
1 P.ca.		.357	.430	.253	.256	.019	.297	.880	.637	.140	.249
2 P.cr.	.741		.539	.384	.226	.000	.503	.291	.340	.174	.196
3 P.ma.	.500.	.461		.345	.626	.056	.881	.363	.290	.546	.595
4 S.eu.	.585	.583	.700.		.092	.350	.463	.160	.099	.092	.092
5 F.co.	.269	.281	.701	.433		.000	.569	.298	.115	.883	.969
6 C.br.	.309	.270	.775	.616	.724		.132	.061	.000	.000	.000
7 E.ru.	.419	.380	.886	.741	.619	.813		.311	.188	.639	.639
8 P.co.	.624	.769	.583	.634	.387	.393	.502		.535	.182	.292
9 R.ig.	.390	.472	.225	.152	.133	.122	.131	.598		.000	.109
10 L.ar.	.157	.165	.585	.359	.864	.679	.565	.271	.000		.891
11 T.mr.	.272	.281	.700.	.430	.979	.721	.616	.386	.115	.885	

ENERO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>
1 P.ca.		.307	.284	.154	.142	.092	.509	.000
2 P.cr.	.542		.689	.138	.095	.090	.771	.000
3 P.ma.	.115	.000		.116	.095	.156	.634	.000
4 S.eu.	.454	.000	.411		.088	.078	.116	.000
5 F.co.	.062	.037	.003	.023		.851	.142	.858
6 E.ru.	.131	.019	.123	.166	.857		.072	.805
7 R.ig.	.684	.262	.108	.533	.059	.124		.000
8 G.th.	.000	.000	.000	.000	.937	.815	.000	

ENERO.

1	. 371	. 058	. 033	. 039	. 037	. 667	. 000
2		. 000	. 000	. 018	. 007	. 298	. 000
3			. 000	. 009	. 036	. 130	. 000
4				. 002	. 016	. 027	. 000
5					. 918	. 036	. 955
6						. 028	. 899
7							. 000

FEBRERO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>
1 P.ca.		.594	.279	.123	.254	.042	.408	.431	.116
2 P.cr.	.747		.185	.081	.130	.000	.242	.837	.075
3 S.eu.	.940	.753		.081	.895	.000	.487	.214	.031
4 F.co.	.137	.081	.080		.081	.918	.453	.081	.950
5 C.br.	.875	.734	.924	.080		.000	.352	.109	.031
6 T.mr.	.056	.000	.000	.919	.000		.372	.000	.925
7 E.ru.	.487	.280	.436	.564	.387	.484		.330	.411
8 A.ca.	.648	.901	.658	.079	.676	.000	.182		.049
9 P.co.	.100	.036	.044	.924	.044	.956	.528	.024	

FEBRERO.

1	.840	.345	.148	.287	.074	.188	.483	.095
2		.271	.071	.181	.000	.000	.836	.016
3			.085	.741	.000	.135	.351	.000
4				.071	.927	.608	.070	.929
5					.000	.138	.188	.003
6						.608	.000	.973
7							.059	.640
8								.008

MARZO.

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>
1 P.ca.		.098	.084	.144	.378	.296	.531	.000	.039	.189	.031
2 P.cr.	.352		.956	.311	.720	.072	.072	.000	.928	.909	.929
3 P.ma.	.370	.960		.332	.680	.050	.040	.000	.955	.865	.945
4 S.eu.	.838	.366	.387		.327	.699	.013	.000	.315	.311	.306
5 F.co.	.757	.579	.613	.773		.203	.340	.000	.648	.611	.653
6 C.br.	.792	.172	.191	.804	.577		.131	.000	.013	.163	.005
7 A.ca.	.810	.169	.168	.742	.574	.879		.000	.000	.163	.003
8 H.ru.	.021	.017	.000	.035	.005	.056	.045		.000	.000	.000
9 T.mr.	.325	.973	.953	.341	.566	.145	.142	.000		.837	.987
10 S.se.	.546	.781	.798	.562	.753	.356	.367	.000	.777		.837
11 E.ci.	.334	.974	.964	.350	.577	.155	.151	.000	.983	.777	

MARZO.

[illegible]

Apéndice 8.— Parcelas A y B, valores específicos mensuales de amplitud de nicho en la utilización del habitat.

PARCELA A. Habitat en altura.

	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02
<i>G. thaklas</i>		0,764	0,633	0,632	0,734	0,470	0,501					
<i>L. arborea</i>					0,734		0,501					
<i>H. rustica</i>						0,657	0,586					
<i>H. daurica</i>			0,663									
<i>L. senator</i>					0,795							
<i>T. viscivorus</i>		0,776	0,645									
<i>T. merula</i>	0,816	0,779	0,660	0,632	0,768	0,470	0,501		0,595			0,604
<i>E. rubecula</i>	0,840							0,869	0,966	0,897	0,799	0,884
<i>P. phoenicurus</i>			0,794									
<i>P. collybita</i>	0,929						0,742	0,724	0,879	0,883	0,690	
<i>P. trochilus</i>						0,761	0,677	0,612				
<i>P. bonelli</i>						0,585						
<i>R. ignicapillus</i>									0,752	0,608	0,881	0,599
<i>M. striata</i>			0,906	0,830		0,691						
<i>F. hypoleuca</i>		0,695				0,738	0,846					
<i>S. atricapilla</i>	0,884											
<i>S. hortensis</i>				0,796								
<i>S. borin</i>		0,666										
<i>S. cantillans</i>						0,544						
<i>A. caudatus</i>		0,826				0,745					0,688	0,708
<i>C. brachydactyla</i>		0,693	0,817	0,897	0,949	0,806	0,838	0,931	0,828	0,940	0,729	0,824
<i>S. europaea</i>	0,707	0,760	0,751	0,934	0,990	0,769	0,851	0,686		0,920	0,908	0,802
<i>P. caeruleus</i>	0,757	0,757	0,851	0,837	0,721	0,712	0,680	0,757	0,702	0,944	0,798	0,797
<i>P. cristatus</i>	0,952	0,660	0,772	0,835	0,640	0,874	0,484	0,759		0,639	0,790	0,755
<i>P. major</i>	0,766	0,818	0,655	0,719	0,878	0,767	0,593	0,898	0,752	0,892	0,918	0,769
<i>S. unicolor</i>				0,632								
<i>F. coelebs</i>	0,895	0,962	0,840	0,776	0,969			0,739	0,835	0,771	0,854	0,700
<i>S. serinus</i>	0,854	0,905	0,610									
<i>C. carduelis</i>				0,708								

PARCELA A. Habitat en zonas estructurales.

	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02
G. theklae		0,668	0,593	0,590	0,617	0,304	0,436					
L. arborea					0,617		0,436					
H. rustica						0,437	0,390					
H. daurica			0,533									
L. senator					0,614							
T. viscivorus		0,712	0,603									
T. merula	0,691	0,692	0,627	0,590	0,686	0,304	0,436		0,601			0,498
E. rubecula	0,907							0,888	0,845	0,850	0,758	0,801
P. phoenicurus			0,861									
P. collybita	0,841						0,602	0,733	0,902	0,754	0,684	
P. trochilus						0,669	0,662	0,711				
P. bonelli						0,673						
R. ignicapillus									0,718	0,670	0,627	0,606
M. striata			0,844	0,453		0,540						
F. hypoleuca		0,681				0,610	0,632					
S. atricapilla	0,807											
S. hortensis				0,810								
S. borin		0,514										
S. cantillana						0,578						
A. caudatus		0,628				0,500					0,575	0,456
C. machydactyla		0,655	0,558	0,633	0,633	0,654	0,691	0,720	0,638	0,752	0,573	0,646
S. europaea	0,736	0,471	0,570	0,771	0,749	0,674	0,896	0,785		0,803	0,715	0,692
P. caeruleus	0,710	0,678	0,685	0,720	0,727	0,787	0,579	0,769	0,811	0,760	0,788	0,761
P. cristatus	0,881	0,824	0,627	0,776	0,633	0,825	0,603	0,640		0,802	0,699	0,685
P. major	0,748	0,767	0,631	0,772	0,887	0,622	0,436	0,715	0,733	0,771	0,836	0,798
S. unicolor				0,590								
F. coelebs	0,845	0,918	0,770	0,782	0,736			0,655	0,808	0,562	0,717	0,534
S. serinus	0,775	0,879	0,558									
S. carduelis				0,743								

PARCELA A. Habitat globalmente.

	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02
G. theklae		0,616	0,538	0,533	0,571	0,234	0,377					
L. arborea					0,571		0,377					
H. rustica						0,347	0,349					
H. daurica			0,478									
L. senator					0,624							
T. viscivorus		0,632	0,540									
T. merula	0,565	0,629	0,551	0,533	0,611	0,234	0,377		0,445			0,379
E. rubecula	0,687							0,750	0,873	0,772	0,567	0,760
P. phoenicurus			0,663									
P. collybita	0,735						0,568	0,678	0,818	0,748	0,541	
P. trochilus						0,626	0,594	0,589				
P. bonellis						0,509						
R. ignicapillus									0,656	0,604	0,586	0,512
M. striata			0,537	0,514		0,426						
F. hypoleuca		0,496				0,519	0,678					
S. atricapilla	0,754											
S. hortensis				0,661								
S. borin		0,468										
S. cantillans						0,490						
A. caudatus		0,566				0,384					0,461	0,503
C. brachydactyla		0,628	0,534	0,524	0,601	0,530	0,547	0,568	0,479	0,722	0,417	0,512
S. europaea	0,672	0,404	0,435	0,766	0,726	0,625	0,808	0,540		0,793	0,593	0,541
P. caeruleus	0,725	0,665	0,679	0,631	0,677	0,711	0,491	0,656	0,705	0,728	0,702	0,723
P. cristatus	0,793	0,670	0,610	0,689	0,542	0,802	0,427	0,620		0,683	0,632	0,692
P. major	0,617	0,654	0,556	0,619	0,773	0,555	0,227	0,652	0,508	0,689	0,768	0,595
S. unicolor				0,533								
F. coelebs	0,750	0,845	0,712	0,667	0,653			0,572	0,628	0,469	0,592	0,550
S. serinus	0,628	0,735	0,505									
C. carduelis				0,571								

[illegible]

NORMAS PARA LOS AUTORES DE TRABAJOS A PUBLICAR EN DOÑANA ACTA VERTEBRATA

1. Doñana Acta Vertebrata está abierta a trabajos que traten cualquier aspecto de la zoología de vertebrados.
2. Los originales deberán presentarse por duplicado; el texto mecanografiado a doble espacio, con amplios márgenes y por un solo lado del papel.
3. Las figuras (dibujos o fotografías) así como los cuadros, se presentarán aparte del texto, indicando al dorso o al margen nombre del autor, título del trabajo y número de referencia en el texto. Cada uno de ellos debe llevar un encabezamiento y/o pie, que se presentará en folio aparte con la correspondiente numeración. Los dibujos, deben realizarse preferentemente con tinta negra sobre papel vegetal; las líneas y símbolos deben ser suficientemente gruesos para permitir la reducción.
4. Al margen del texto se indicará el lugar aproximado que se desea ocupen los cuadros o figuras.
5. Los trabajos originales, con excepción de las notas breves, han de ir acompañados por un resumen en castellano y otro, incluyendo el título, en inglés, francés o alemán. En ellos se indicará de forma escueta lo esencial de los métodos, resultados y conclusiones obtenidas. Igualmente pueden ir en dos idiomas los pies de las figuras y el encabezamiento de los cuadros.
6. Además del título original, el autor debe proporcionar un título resumido y suficientemente explicativo de su trabajo que no debe ocupar más de 35 espacios de mecanografía, destinado a encabezar las páginas.
7. El apartado "Agradecimiento", si lo hubiera, debe figurar tras el texto y antes de la lista de referencias bibliográficas.
8. Cuantas palabras en el texto deseen resaltarse de una forma especial, así como los nombres científicos de géneros y especies, deben figurar subrayados en el original. Los nombres de los autores que aparecen en el texto y figuran asimismo en la lista bibliográfica final deben llevar doble subrayado.
9. La lista de referencias bibliográficas, que deben ser completas, ha de disponerse según el orden alfabético de los autores citados. Varios trabajos de un mismo autor deben disponerse por orden cronológico, sustituyendo a partir del segundo de ellos el nombre del citado autor por un línea recta. Si se recogen varios trabajos de un mismo autor y año se indicarán con las letras a, b, c..., ej.:

CARRIÓN, M. (1975 a)...
— (1975 b)...

El nombre de la revista (con la abreviatura reconocida oficialmente) se indicará subrayado, así como el título de los libros. Tras éstos debe citarse la editorial, el nombre de la ciudad en que se han publicado y el número de páginas. A continuación se ofrecen algunos ejemplos:

Cabrera, A. (1905): Sobre las ginetas españolas. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* 5: 259-267.

Valverde, J. A. (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres.*

C. S. I. C., Madrid, 217 pp.

Witschi, E. (1961): Sex and secondary sexual characters. pp. 115-168 in Marshall,

A. J. (ed). *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Vol. 2. Academic Press, New York and London.

10. Tanto el apartado "Material y Métodos" como los resúmenes, apéndices y cualquier otra porción que los autores consideren oportuno, haciéndolo constar, se publicarán en letra pequeña (cpo. 8).
11. La dirección del autor o autores, así como sus nombres deben figurar al final de la lista de referencias bibliográficas.
12. El número de separatas que se entregarán gratuitamente a los autores de los trabajos publicados en D. A. V. será de 50 (un autor), 80 (dos autores) ó 100 (3 ó más autores). A la aceptación del trabajo por parte de la revista, puede solicitarse por escrito un número adicional de separatas, cuyo importe será abonado a la entrega de las mismas.

